Über den Wasserhaushalt des Flußkrebses

(Potamobius astacus Leach)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Franziska Herrmann
aus Bochum

Marburg 1931

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

Von der Philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 11. Februar 1931

Berichterstatter: Herr Professor Dr. F. Alverdes

Tag der mündlichen Prüfung: 25. Februar 1931

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

Sonderabdruck aus:
„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"
Bd. 14, Heft 3

Gliederung.

Seite
A. Einleitung 479
B. Literaturbesprechung 480
C. Material und Methode 482
D. Experimentelle Untersuchungen 484
I. Die Beziehungen zwischen Lebensfähigkeit und Salzkonzentration des Außenmediums 484
II. Die Regulation des Gesamtwassergehaltes (Körpergewichts) . . . 485
III. Die Abhängigkeit der Blutkonzentration vom Salzgehalt des umgebenden Mediums 494
IV. Die osmoregulatorische Tätigkeit der Antennendrüsen 498
V. Die Bedeutung anderer Organe für die Osmoregulation. 512
E. Zusammenfassung 519
F. Literaturverzeichnis 522

A. Einleitung.

Der Wasserhaushalt und die osmoregulatorischen Einrichtungen des Flußkrebses (*Potamobius astacus*) sind noch unerforscht, denn über die Beziehungen zwischen den Süßwasserevertebraten und ihrem Außenmedium existieren ganz allgemein nur wenige experimentelle Untersuchungen.

Bekannt ist zur Zeit, daß die Süßwasserorganismen ein gegenüber ihrem Außenmedium hypertonisches Innenmedium besitzen, und daß die Molarkonzentration desselben einen für jede Art typischen verschiedenen Wert aufweist, der außerordentlich konstant gehalten wird. Ebenso wie eine gewisse Höhe der Temperatur für ein normales Funktionieren der Reaktionen im Protoplasma notwendig ist, so muß auch eine gewisse Mindestmenge an Salzen (die ja in der Hauptsache die Molarkonzentration der Körpersäfte bedingen) vorhanden sein, da manche „überaus wichtige Funktionen im tierischen Organismus auf Beziehungen zwischen Protoplasmakolloiden und den Salzen beruhen“ (Hoeber 1926, S. 342).

Andererseits aber wissen wir auf Grund der Arbeiten Overtons (1904) und anderer Autoren, daß die Körperoberfläche der meisten wasseratmenden Evertebraten nach beiden Richtungen hin für Wasser durchlässig ist. Es besteht also bei all diesen Tieren, soweit sie Süßwasserbewohner sind, die Möglichkeit, daß durch einen osmotischen Wassereinstrom die Konzentration der Körpersäfte herabgesetzt wird, wenn nicht irgendwelche regulatorische Faktoren eingriffen. Über die Art dieser regulierenden Organe sind wir bisher bei den meisten Tiergruppen auf reine Vermutungen angewiesen. Bei einigen niederen Evertebraten des Süßwassers (Protozoen, Plathelminthes usw.) nehmen verschiedene Autoren (Zuelzer 1910, Herfs 1922, Westblad 1922 usw.) an, daß die Exkretionsorgane die alleinigen Regulatoren des Wasserhaushaltes sind. Adolph (1926/27) ist dagegen auf Grund ausgedehnter Versuche an *Amoeba proteus* und *Lumbricus terrestris* der Ansicht, daß eine derartige Funktion der Exkretionsorgane nicht besteht. Von einer vollständigen Klärung dieser Fragen kann zur Zeit noch keine Rede sein. Insbesondere fehlen experimentelle Untersuchungen an höheren Süßwasserevertebraten, in denen gleichzeitig neben den Exkretionsorganen auch die anderen für eine osmoregulatorische Tätigkeit in Betracht kommenden Organe (wie z. B. die Haut und der Darm) geprüft worden sind. Auf diese Lücke in unserem Wissen weist auch Duval (1925) hin, der in einer umfangreichen Arbeit den Einfluß des Außenmediums auf die physiko-chemischen Eigenschaften der Körperflüssigkeiten zahlreicher Wassertiere beschreibt. Er erinnert darin an die von Frédéricq (1898) festgestellte hohe Molarkonzentration des Flußkrebsblutes ($\Delta = 0{,}80^0$ C gegenüber $\Delta = 0{,}02^0$ C des Süßwassers) und erklärt dazu: „La façon dont l'Ecrevisse réalise ce défaut d'équilibre entre la concentration de son sang et celle de l'eau douce est inexplicable actuellement." Es sind also Untersuchungen notwendig, die zu einer Erklärung für die Konstanterhaltung der hohen Molarkonzentration in den Körpersäften von *Potamobius* führen können. Der Flußbrebs ist für derartige Versuche besonders geeignet, da sich bei ihm in genügender Menge Harn- und Blutflüssigkeit für Analysen gewinnen lassen.

B. Literaturbesprechung.

Die Biological Reviews, Cambridge, brachten vor kurzem (1930) eine zusammenfassende Darstellung von C. Schlieper über die Osmoregulation wasseratmender Tiere. Außerdem befindet sich in einer 1925 erschienenen Arbeit von Duval über die Beziehungen zwischen dem Außenmedium und den Körpersäften wasserlebender Organismen ein umfangreiches Literaturverzeichnis. Ich kann mich also an dieser Stelle darauf beschränken, einige der für meine Untersuchungen wichtigeren Arbeiten zu besprechen.

Bekannt ist seit langem, daß süßwasserlebende Tiere nach Überführung in Seewasser innerhalb kurzer Zeit sterben. Von den älteren Veröffentlichungen über die Todesursache bei Süßwasserorganismen in Seewasser sind besonders die von P. Bert (1871—1885) zu erwähnen. Der vor allem durch die Kiemenoberfläche (z. B. bei Fischen) erfolgende osmotische Wasserentzug wirkt nach Ansicht dieses Autors tödlich auf die Tiere.

Auf die außerordentlich hohe Molarkonzentration im Innenmedium des Flußkrebses ($\Delta = 0{,}80^0$ C) machte zuerst Frédéricq (1898) aufmerksam. Er versuchte auch die Art und Weise zu ergründen, wie der Flußkrebs diesen hohen Salzgehalt der Körperflüssigkeit aufrecht erhält und fand, daß der Gefrierpunkt des Blutes sich sehr schnell änderte, wenn es in Pergamentpapierhülsen mit Leitungswasser dialysiert wurde. Daraus schloß Frédéricq, daß keinerlei Bindung der Salze an die Eiweißsubstanzen des Blutes bestände, daß vielmehr die Kiemenmembranen für Salze undurchlässig sein müßten: „Cette membrane branchiale, qui laisse passer les gaz de la respiration, oppose au contraire une barrière infranchissable aux sels et aux autres substances diffusibles dissoutes dans le sang de l'Ecrevisse."

Über den Wasserhaushalt der Amphibien berichtet Overton (1904), der auf Grund seiner Untersuchungen eine Hypothese von der „Wasserökonomie" dieser Organismen aufstellte: Durch die Haut der Frösche dringt danach dauernd Wasser osmotisch in den Körper ein und wird in gleicher Menge von den Nieren als verdünnter Harn nach außen abgegeben; die Konzentration der Körpersäfte wird auf diese Weise außerordentlich konstant gehalten. Da bei Amphibien in KCl-Lösungen (sofern nur eine Aufnahme dieses Mediums durch den Mund verhindert wird) keine Vergiftungserscheinungen auftreten, nahm Overton eine Impermeabilität der Haut für Salze an. — Die gleiche Hypothese stellte dieser Autor, auf Grund einiger Versuche am Regenwurm, für die süßwasserlebenden Evertebraten auf.

Neuere Untersuchungen von Przylecki (1922—1924) und Adolph (1925 bis 1927) am Frosch aber haben Resultate ergeben, die diese Hypothese zum größten Teil widerlegen. Diese Autoren konnten beweisen, daß die Haut für Salze durchlässig ist; andererseits aber auch, daß die Körperoberfläche den Wasserdurchstrom aktiv regulieren kann.

Der Einfluß des Außenmediums auf die Molarkonzentration des Blutes von *Potamobius* wurde von Duval (1925) untersucht. In Seewasser starben seine Versuchstiere schon nach 24 Stunden. Die kryoskopische Untersuchung zeigte nur eine ganz geringe Steigerung des Salzgehaltes im Innenmedium. Duval sagt dazu: „Nous sommes donc amenés à penser que les Ecrevisses transportées dans l'eau salée meurent avant que les échanges osmotiques ne soient terminés entre leur milieu intérieur et le liquide externe."

M. Zuelzer (1907, 1910) und A. Herfs (1922) untersuchten die Funktion der contractilen Vakuolen bei *Amoeba verrucosa* bzw. *Paramaecium caudatum*. Durch allmähliches Zusetzen von NaCl oder Seewasser wurde die Konzentration des Außenmediums, in dem diese Organismen lebten, erhöht; die Pulsationen der Vakuolen wurden mit steigendem Salzgehalt langsamer. Bei einer bestimmten Außenkonzentration (1,5%) verschwand die contractile Vakuole bei *Amoeba verrucosa* sogar vollständig. Die Autoren glauben auf Grund dieser Untersuchungen, daß die Süßwasserprotozoen das dauernd vom Protoplasma aufgenommene Wasser durch die contractile Vakuole wieder nach außen abgeben. — Diese Ansicht wird gestützt durch die Beobachtung, daß zahlreiche marine Infusorien keine derartigen Organellen besitzen.

Westblad (1922) ist der Meinung, daß das Exkretionssystem (Wassergefäß-

system) der Turbellarien, Trematoden, Cestoden und Rotatorien in ähnlicher Weise funktioniert, wie es Zuelzer und Herfs für die contractilen Vakuolen annehmen.

Ein ganz anderes Resultat jedoch ergaben die Versuche von Adolph (1926) an *Amoeba proteus*. Bei diesem Protozoon wurde ebenfalls die Vakuolenfrequenz mit steigendem Salzgehalt des Außenmediums geringer, der Durchmesser der contractilen Vakuole dagegen größer. Berechnungen der jeweils hinausgeschafften Wassermenge ergaben, daß der Wasserdurchstrom bei *Amoeba proteus* unabhängig von der Außenkonzentration ist und dementsprechend sehr wahrscheinlich aktiv vom Organismus geleitet wird. Der gleiche Autor glaubt auf Grund seiner Untersuchungen am Regenwurm nachweisen zu können, daß nicht die Nephridien dieses Tieres — wie Overton annahm — osmoregulatorisch funktionieren, sondern daß die Körperoberfläche den Wasserhaushalt reguliert. Allerdings fehlt noch der sichere Nachweis, daß der Darm keine derartige Funktion besitzt.

W. E. Garrey (1905) untersuchte den Gefrierpunkt des Blutes von *Limulus*, dessen Kiemen allein von verdünntem Seewasser bespült wurden. Die Molarkonzentration der Körperflüssigkeit war nach einiger Zeit ebenso verringert wie bei Tieren, die vollständig von Wasser bedeckt waren. Der Salzgehalt des Außenmediums aber war in gleichem Maße gestiegen. Daraus schloß Garrey, daß Salze durch die Kiemenoberfläche nach außen dringen: „The gills of *Limulus* are permeable both to water and to salts." — Ähnliche Feststellungen konnten P. Bert (1871) und M. Duval (1925) an Knochenfischen machen.

Über den Wasserhaushalt mariner Evertebraten liegen neuere Untersuchungen von C. Schlieper (1929—1930) vor; ihre Ergebnisse haben den Gang meiner eigenen Arbeit zum Teil beeinflußt.

Auf eine vor kurzem erschienene Veröffentlichung von C. Schlieper und mir (1930), die Aufschluß über den Wasserhaushalt der Süßwasserkrabbe *Potamon fluviatile* (*Telphusa*) gibt, werde ich im Zusammenhang mit den im folgenden zu besprechenden Ergebnissen noch näher eingehen.

Die vorliegende Untersuchung wurde auf Anregung von Herrn Privatdozent Dr. C. Schlieper ausgeführt; ihm sowohl wie dem Direktor des Instituts, Herrn Prof. Dr. F. Alverdes, bin ich für die Anteilnahme am Fortgang meiner Arbeit zu größtem Dank verpflichtet.

C. Material und Methode.

Zu meinen Untersuchungen benutzte ich hauptsächlich *Potamobius astacus*. Die Tiere wurden zum größten Teil aus Stuttgart und Breslau bezogen; einige Versuche mit frisch gefangenen Flußkrebsen aus der Umgebung von Marburg ergaben die gleichen Resultate. Gelegentlich befanden sich auch unter den Krebsen aus Breslau einige Exemplare von *Potamobius leptodactylus*. Es zeigte sich im Laufe der Untersuchung, daß zwischen diesen beiden Spezies kein prinzipieller Unterschied in ihrem physiologischen Verhalten besteht. Zu den Versuchen über die Tätigkeit der Antennendrüsen wurde aber, aus später zu erwähnenden Gründen, nur *Potamobius astacus* herangezogen.

Ich hielt meine Krebse in einem großen Aquarium in fließendem Wasser. Sie wurden 3—5 Tage vor Beginn eines jeden Experiments

einzeln oder zu zweit in Aquarien ($21 \times 29 \times 23$ cm) mit 8—10 cm hohem Wasserstand überführt und von da ab, sowie während der gesamten Versuchsdauer, nicht gefüttert. Nur die Tiere, deren Lebensfähigkeit in verschieden konzentrierten Medien festgestellt werden sollte, erhielten, ebenfalls wie die Krebse im großen Aquarium, alle 8 Tage Nahrung. Sie bevorzugten Regenwürmer, doch nahmen sie nach längerem Hungern auch rohes Rindfleisch.

Zur Herstellung der Salzlösung wurde „Seesalz" (bezogen von der zoologischen Station Büsum, Holstein) in Leitungswasser gelöst. Das „Seesalz" wird synthetisch aus reinsten („puriss.") Chemikalien hergestellt; 250 l damit hergestelltes „Seewasser" enthalten:

290 g $CaCl_2$
135 g KCl
1100 g $MgCl_2$
1380 g $MgSO_4$
5890 g $NaCl$.

Den Salzgehalt bestimmte ich aräometrisch und berechnete ihn mit Hilfe der „hydrographischen Tabellen" von M. Knudsen (Hamburg: L. Friedrichsen & Co. 1901). — Die Versuchslösung in den Aquarien wurde jeden dritten Tag erneuert und stets gleichzeitig die Konzentration des Mediums, in dem die Tiere bisher gelebt hatten, zur Kontrolle festgestellt.

Das Blut von *Potamobius* wurde aus den Schreitbeinen oder, wenn nur geringe Flüssigkeitsmengen vorhanden waren, aus den Scheren gewonnen.

Die Bestimmung des Gefrierpunktes geschah mit Hilfe des Apparates von Burian u. Drucker (1910). Zu jeder Messung waren ungefähr 1,5 ccm Flüssigkeit erforderlich.

Die Antennendrüsen der Krebse wurden mit „Plerodont" (bezogen von der Chemischen Fabrik Dr. G. Robisch, München) verschlossen, einem Zement, der zu provisorischen Zahnfüllungen verwendet wird. Die Plombierung geschah folgendermaßen: Die Maxillipeden müssen — während der Zahnzement aufgetragen wird und noch weich ist — gefesselt sein. Zu diesem Zwecke legte ich dem Krebs ein mehrfach gefaltetes Stück Filtrierpapier zwischen seinen Mund und die Basis der genannten Extremitäten. Der vordere Teil der Kiemenhöhle wurde mit Filtrierpapier verschlossen um zu verhindern, daß das dauernd hervorsickernde Wasser das Trocknen der schnell erstarrenden Plerodontmasse erschwerte. Dann wurde der frisch angerührte Zahnzement aufgetragen; nach ungefähr 10 Minuten waren die Plomben hart.

Bei der Harngewinnung wird *Potamobius* auf die gleiche Weise gefesselt. Mit einer fein ausgezogenen Pipette, die gerade in die Öffnung der Antennendrüsen paßt, wird das Verschlußhäutchen durchstoßen. Die Exkretionsflüssigkeit dringt dann meistens von selbst in die Pipette ein; ist wenig Harn vorhanden, so muß er aus dem Exkretionsorgan angesogen werden. Die Spitze des Glasrohres darf nicht allzu fein sein, da sonst leicht die dünne Wand des Ausführungsganges verletzt wird und Blut mit nach außen dringt, was jedoch sofort an der Färbung der in der Pipette befindlichen Flüssigkeit erkannt werden kann; gewöhnlich ist der Harn wasserklar bis schwach gelb, das Blut dagegen rosa gefärbt. Ein und demselben Tier wurde immer nur ein einziges Mal Harn entnommen, da durch den Eingriff das Verschlußhäutchen verletzt wird und so die vollständige Abdichtung der Drüse gegen das Außenmedium verloren geht. Tieren mit plombierten Drüsenöffnungen wurde kein Harn entnommen.

Die Beziehungen zwischen Salzgehalt, spezifischem Gewicht und Gefrierpunkt des Seewassers wurden aus der Tabelle von Wulff in den „Tabulae biologicae" (Oppenheimer 4, 547, 1927) ersehen.

D. Experimentelle Untersuchungen.

Die meisten süßwasserlebenden Evertebraten stehen insofern in enger Beziehung zum Außenmedium, als Wasser fortwährend in den Körper aufgenommen und in gleicher Menge bei der Exkretion wieder nach außen abgegeben wird. Die hypertonische Konzentration der Körpersäfte wird dabei konstant gehalten. Zahlreiche Autoren nehmen an, daß die Wasseraufnahme vor allem durch den Unterschied des osmotischen Druckes zwischen Innen- und Außenmedium verursacht wird. Durch die wie eine semipermeable Membran funktionierende Körperoberfläche soll dauernd von außen ein kontinuierlicher Wasserstrom eindringen. Der diesem Einstrom die Waage haltende Wasserexport soll durch die Exkretionsorgane geschehen, die also gleichzeitig osmoregulatorische Funktion besitzen.

Meine Untersuchungen sollten für *Potamobius* die Gültigkeit dieser Auffassung von der Osmoregulation süßwasserlebender Evertebraten prüfen. Dazu mußte der Einfluß der Salzkonzentration des Außenmediums vor allem auf die Lebensfähigkeit, den Gesamtwassergehalt, die Molarkonzentration des Blutes und die Menge und Konzentration des Harnes festgestellt werden.

I. Die Beziehungen zwischen Lebensfähigkeit und Salzkonzentration des Außenmediums.

P. Bert (1871) teilt in einer Arbeit mit, daß der Flußkrebs in Seewasser nur 30 Stunden leben kann. Ebenso fand Duval (1925), daß *Potamobius* in hypertonischen Salzlösungen ($\Delta = 0{,}84^0$ C) innerhalb 24 Stunden stirbt. — Ich selbst begnügte mich nicht damit, die Lebensfähigkeit des Flußkrebses in reinem Seewasser zu untersuchen, sondern prüfte im einzelnen die Wirkung hypo-, iso- und hypertonischer Lösungen. Im allgemeinen war folgendes zu beobachten: Frisch gefangene Krebse reagierten auf veränderte Außenmedien in der gleichen Weise wie Tiere, die längere Zeit im Süßwasseraquarium gelebt hatten. Es war außerdem gleichgültig, aus welcher Gegend die Tiere stammten und zu welcher Jahreszeit die Untersuchungen gemacht wurden. Die Lebensfähigkeit in allen Medien änderte sich nie. Die Versuchstemperatur schwankte zwischen 13° C und 14° C.

Um die Fehlerquelle bei den Experimenten jedoch möglichst klein zu machen, wurden Versuchsreihen, die miteinander verglichen wurden, nur mit Tieren aus derselben Gegend gleichzeitig angesetzt und durchgeführt. Aus diesem Grunde wurden ebenfalls nur an männlichen Krebsen gewonnene Resultate verwertet.

Ich untersuchte zunächst die Lebensdauer von Krebsen (3 Tieren bei jedem Versuch) in hypotonischen ($\Delta = 0{,}43^0$ C und $\Delta = 0{,}64^0$ C) und isotonischen ($\Delta = 0{,}80^0$ C) Seesalzlösungen und beobachtete, daß die Tiere in diesen Konzentrationen sehr gut dauernd zu halten sind. Nach 5 Wochen waren sie ebenso frisch wie zu Beginn eines jeden Versuchs. Weiterhin wurde die gleiche Anzahl von Flußkrebsen in hypertonische Seesalzlösungen von $17{,}5^0/_{00}$ ($\Delta = 0{,}94^0$ C), $20^0/_{00}$ ($\Delta = 1{,}07^0$ C), $26^0/_{00}$ ($\Delta = 1{,}41^0$ C) und $29^0/_{00}$ ($\Delta = 1{,}57^0$ C) Salzgehalt gebracht. Dabei wurde gefunden, daß Konzentrationen bis zu $20^0/_{00}$ nicht schaden, daß *Potamobius* hierin, ebenso wie in hypotonischem und isotonischem Salzwasser, dauernd leben kann. Meine Versuchstiere blieben länger als 5 Wochen in diesen Medien und waren keineswegs schwächer als andere gleichlang im Süßwasser gehaltene Krebse. — In höher konzentrierten Seesalzlösungen aber sterben die Flußkrebse. Nach 6 Tagen waren sie in Wasser von $26^0/_{00}$ Salzgehalt tot, in Seewasser ($29^0/_{00}$) schon nach 72 Stunden. — Die Lebensdauer in Meerwasser ($29^0/_{00}$) ist bei weiblichen Tieren ($2\,^1/_2$ Tage) etwas kürzer als bei männlichen ($3\,^1/_2$ Tage).

Die Grenze der Lebensfähigkeit für *Potamobius* liegt also — im Gegenzu den Angaben von M. Duval — ungefähr bei der Außenkonzentration von $20^0/_{00}$ Salzgehalt. Lösungen mit niedrigerem Gefrierpunkt wirken schädigend auf alle Tiere.

Die Ursache für die kürzere Lebensdauer (30 Stunden bzw. 24 Stunden) von *Potamobius* in den Experimenten von P. Bert und M. Duval versuchte ich vergeblich zu finden.

II. Regulation des Gesamtwassergehalts.

Die osmotischen Beziehungen, die zwischen den süßwasserlebenden Evertebraten und ihrem Außenmedium anzunehmen sind, müssen sich mit steigender Molarkonzentration im umgebenden Medium ändern; vor allem wird die im Süßwasser konstant bleibende Menge der Körperflüssigkeit bedroht.

Der Gesamtwassergehalt des Flußkrebses und die Blutmenge wurde zunächst auf folgende Weise bestimmt: Die Tiere wurden gewogen, dann mit Chloroform getötet und die gesamte Menge Blut, die aus dem Krebs zu gewinnen war, in einem fein graduierten Meßzylinder aufgefangen. Sie betrug bei etwa 45 g schweren Krebsen im Durchschnitt 3 ccm. Es wurde dann das Trockengewicht (nach Trocknen bei 110^0 C) festgestellt. Aus der Differenz zwischen Lebend- und Trockengewicht wurde darauf die Menge der Gesamtkörperflüssigkeit (siehe Tabelle 2) berechnet. Der Gesamtwassergehalt von *Potamobius* beträgt nach dieser Tabelle durchschnittlich 74,4% (siehe auch: v. Fürth, 1903, S. 590).

Eine Änderung des Gesamtwassergehalts in verschieden konzentrierten Seesalzlösungen ist sehr leicht durch Gewichtskontrolle der Tiere

Tabelle 1. Gewichtsveränderungen unbehandelter Flußkrebse in Süßwasser.

Zeit in Stunden																
0	3		4		16		28		89		92		97		111	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
41,95	41,40	− 1,32					41,59	− 0,84								
47,40	47,11	− 0,63					47,37	− 0,06								
62,73			62,40	− 0,53	62,15	− 0,91			62,60	− 0,21	62,73	0				
62,61			62,92	+ 0,50	62,70	+ 0,14			62,61	0	62,58	− 0,04	62,30	− 0,50	62,75	+ 0,21
46,97			46,65	− 0,68	46,80	− 0,36			46,97	0	47,14	+ 0,36	47,18	+ 0,45	46,90	− 0,15
39,83			39,48	− 0,88	40,50	+ 1,69			39,70	− 0,33	39,90	+ 0,18	40,30	+ 1,32	40,13	+ 0,75
64,29			64,67	+ 0,59	64,84	+ 0,85			64,80	+ 0,79	65,45	+ 1,80	65,37	+ 1,68	64,90	+ 0,95
Mittelwerte:		− 0,98		− 0,20		+ 0,29		− 0,45		+ 0,05		+ 0,46		+ 0,74		+ 0,44

Tabelle 2. Bestimmung des Gesamtwassergehaltes von *Potamobius astacus*.

Lebendgewicht	41,27 g	40,66 g	45,21 g	45,30 g	53,21 g	48,93 g	54,26 g	41,05 g	42,90 g
Trockengewicht	11,56 g	12,48 g	10,93 g	10,93 g	13,24 g	11,06 g	12,13 g	9,44 g	12,77 g
Wassergehalt	29,71 g	28,18 g	34,28 g	34,37 g	39,94 g	37,87 g	42,13 g	31,52 g	30,13 g
In Prozenten	72%	69,5%	76%	76%	74%	77,5%	77,5%	76,5%	70,5%
Blutmenge	3 ccm	2,6 ccm	3,8 ccm	2,6 ccm					

zu untersuchen. Die Fehlerquelle bei diesem Verfahren ist allerdings ziemlich groß, da immer etwas Wasser an dem Tier haften bleibt. Aus den Gewichtsunterschieden, die Flußkrebse in Leitungswasser bei mehrmaliger Gewichtskontrolle zeigten, ist jedoch die Fehlergrenze zu bestimmen und kann dann bei der Auswertung der Ergebnisse berücksichtigt werden. Die Tiere blieben einheitlich vor der Wägung eine halbe Stunde, fest in ein Tuch eingeschlagen, liegen; die Körperoberfläche war nach dieser Zeit verhältnismäßig trocken.

In Süßwasser bewegen sich; wie aus Tabelle 1 zu erkennen ist, die Schwankungen der Werte zwischen +1,80% und —1,32% des Körpergewichts.

Die im vorigen Kapitel besprochenen Untersuchungen zeigen, daß die Flußkrebse sowohl in hypotonischen und isotonischen wie auch in hypertonischen Medien bis zu 20‰ Salzgehalt lebensfähig sind. Inwieweit diese veränderten Konzentrationen auf den Gesamtwassergehalt Einfluß haben, konnte aus den Gewichtsbestimmungen ersehen werden. Zuerst wurden einige Flußkrebse aus Leitungswasser in Seesalzlösungen von 8‰ und 12‰ überführt und von Zeit zu Zeit gewogen. Die erhaltenen Werte sind in den Tabellen 3 und 4 zusammengestellt.

Tabelle 3. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Salzwasser von 8‰.

Zeit in Stunden					Zeit in Tagen					
0	15		39		4		6		7	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
54,75	54,36	−0,72	54,66	−0,16	54,45	−0,55	54,22	−0,97	55,25	+0,93
55,20	54,37	−1,50	55,06	−0,20	54,52	−1,23	54,94	−0,47	52,55	−4,32
58,70	59,60	+1,53	59,70	+1,70	60,30	+2,73	59,75	+1,72	58,05	−1,11
45,50	46,98	+3,25	47,70	+4,83	47,94	+5,37	47,95	+5,37	48,10	+5,70
47,60	48,00	+0,84	47,22	−0,79	48,08	+1,03	47,72	+0,25	46,00	−3,36
Mittelwerte:		+0,68		+1,08		+1,47		+1,19		−0,43

Tabelle 4. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Salzwasser von 12‰.

Zeit in Tagen				
0	1		3	
g	g	%	g	%
52,88	52,84	−0,08	52,95	+ 0,20
69,30	68,25	−1,52	69,00	− 0,43
52,09	51,66	−0,83	51,06	− 2,03
Mittelwerte:		−0,81		−0,75

Aus den mitgeteilten Resultaten geht hervor, daß das Gewicht der meisten Krebse in diesen Konzentrationen konstant bleibt; die beob-

achteten Schwankungen bewegen sich innerhalb der Fehlergrenze. Nur wenige Exemplare haben zu- bzw. abgenommen. Normalerweise vermag also *Potamobius* in diesem Medium seinen ursprünglichen Gesamtwassergehalt aufrecht zu erhalten. — Die bei einigen Flußkrebsen beobachtete Gewichtsabnahme ist — die Richtigkeit der OVERTONschen Hypothese vorausgesetzt — nur so zu erklären, daß eine größere Flüssigkeitsmenge hinausgeschafft wird als gleichzeitig aufgenommen wurde. Umgekehrt aber entstand bei einem Krebs (siehe Tabelle 3) eine Gewichtszunahme in hypotonischen Seesalzlösungen meines Erachtens dadurch, daß hier die Arbeitsleistung der wasserhinausschaffenden Exkretionsorgane zu gering war; die Menge des eingeströmten Wassers wurde nur teilweise wieder nach außen abgegeben.

Der Grund für das verschiedenartige Verhalten der Krebse ist wohl in ihrer jeweils verschiedenen inneren physiologischen Beschaffenheit zu suchen. Die Tiere können auf diese geringen Veränderungen des Außenmediums individuell reagieren; ihre Leistungsfähigkeit ist verschieden groß.

Auch bei allen späteren Wägungen (siehe Tabelle 5—8, 16—23, 27 bis 31) zeigen innerhalb der gleichen Versuchsreihe die Werte ähnliche Verschiedenheiten wie in hypotonischen Medien, die nur auf dieselbe

Tabelle 5. Gewichtsveränderung unbehandelter

Zeit in Stunden														
0	2		3		20		24		36		39		43	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
47,85	47,45	−0,84									46,45	−2,09		
36,95	36,15	−2,17									36,15	−2,17		
47,72	47,18	−1,65			47,62	−0,21			47,32	−0,84				
40,00	40,37	+0,93			40,22	+0,55			40,62	+1,52				
42,58			42,17	−0,96	42,68	+0,24							41,93	−1,52
54,66			54,12	−0,99	54,34	−0,58							54,06	−0,59
51,36	51,15	−0,41			51,12	−0,47								
46,51	45,90	−1,31			45,42	−2,35								
41,70	42,10	−0,96			41,88	+0,43								
45,55	45,40	−0,33			46,12	+1,22								
49,70	48,75	−1,91			49,22	−0,97								
48,26	48,44	+0,37			48,82	+1,16								
53,90							54,66	+1,41						
76,52							76,58	+0,08						
43,94							44,20	+0,59						
51,64							51,60	−0,08						
Mittelwerte:		−0,81		−0,98		−0,10		+0,40		+0,34		−2,13		−1,06

oben angegebene Weise zu erklären sind. Das Durchschnittsergebnis einer jeden Untersuchung wurde jedoch durch diese individuellen Schwankungen niemals beeinflußt.

In einem weiteren Experiment wurden die Gewichtsänderungen von *Potamobius* nach Überführung in isotonisches Seewasser geprüft. Die Ergebnisse zahlreicher derartiger Versuche sind in der folgenden Tabelle (5) zusammengestellt.

Wie ersichtlich, halten fast alle Flußkrebse im isotonischen Medium ($S = 15^0/_{00}$. $\Delta = 0{,}80^0$ C) ihr Gewicht konstant. Die Schwankungen sind zwar größer als in Süßwasser; im Durchschnitt aber ist keine Gewichtsänderung zu verzeichnen. Also ist der Gesamtwassergehalt der Tiere in dieser Seesalzlösung ebenso wie in hypotonischen Konzentrationen gleich geblieben.

Die Konstanz der Gesamtflüssigkeitsmenge in diesen Lösungen ist ohne weiteres verständlich. In hypertonischen Medien aber müßte ein osmotischer Wasserentzug stattfinden, da die Molarkonzentration außen größer ist als innen. Trotzdem kann *Potamobius* in Konzentrationen bis zu 20% Salzgehalt leben. Eine Erklärung für diese eigenartige Tatsache gibt die Prüfung der Gewichtsänderungen von Tieren nach Überführung in Seewasser von $17{,}5^0/_{00}$ und $20^0/_{00}$ Salzgehalt (siehe Tabelle 6 und 7).

Flußkrebse in isotonischem Salzwasser ($S = 15^0/_{00}$).

Zeit in Tagen														Zeit i. Wochen	
48		69		4		5		6		7		10		5	
g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
		47,10	−1,56	47,70	−0,31										
		36,18	−2,08												
7,82	+0,21														
0,05	+0,12											40,45	+1,12		
				42,40	−0,42										
				54,77	+0,20										
		51,75	+0,76	51,54	+0,35	51,68	+0,62	51,54	+0,76						
		45,48	−2,23	46,38	−0,28	45,98	−1,14	46,10	−0,88	46,00	−1,10				
		42,60	+2,16	41,95	+0,60			42,76	+2,54	42,82	+2,68				
		46,79	+2,70	46,16	+1,33	46,70	+2,51	47,04	+1,09	47,44	+1,94				
		50,10	+0,80	49,40	−0,60	49,42	−0,56	49,52	−0,36	49,70	0				
		49,20	+1,95	49,05	+1,63	49,58	+2,73								
4,60	+1,30	54,27	+0,69											54,71	+1,50
7,62	+0,13	76,13	−0,51											76,28	−0,31
4,16	+0,50	43,95	0											43,99	+0,01
1,84	+0,39	52,40	+1,48												
	+0,44		+0,35		+0,28		+0,83		+0,63		+0,88		+1,12		+0,40

Tabelle 6. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Salzwasser von 17,5‰.

Zeit in Tagen				
0	1		2	
g	g	%	g	%
51,48 g	51,12	−0,70	51,26	−0,43
56,98 g	56,72	−0,46	57,35	+0,64
55,06 g	55,72	+1,20	54,56	−0,91
Mittelwerte:		+0,01		−0,23

Es treten auch in diesen Konzentrationen keine größeren Gewichtsverluste auf; es ist dementsprechend der Gesamtwassergehalt der Flußkrebse derselbe geblieben und eine osmotische Wasserabgabe an das hypertonische Außenmedium nicht erfolgt. Die beobachtete Gewichtskonstanz ist meines Erachtens nur durch aktive Resistenz des lebendigen Organismus zu erklären. Die Gewichtszunahme weniger Tiere in hypertonischem, wie auch in isotonischem Medium aber kann nur durch aktive Wasseraufnahme zustande kommen.

Die Gewichtsschwankungen der Tiere werden größer, je weiter der Gefrierpunkt des Außenmediums von dem der isotonischen Konzentration entfernt liegt. Dieses trifft sowohl für die hypotonischen wie auch für die hypertonischen Seesalzlösungen zu. Doch ist die Anzahl meiner Versuche zu klein, um hierüber ein endgültiges Urteil fällen zu können. Die Untersuchungen müßten mit einer größeren Zahl von Tieren wiederholt werden. Trotz der relativ wenigen Versuche aber ist klar erkennbar, daß der Gesamtwassergehalt von *Potamobius* in allen Medien bis zu 20‰ Salzgehalt konstant bleibt.

Tabelle 7. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Salzwasser von 20‰.

Zeit in Stunden					Zeit in Tagen					
0	15		39		3		5		7	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
55,97	57,32	+2,43	59,22	+5,81	58,92	+5,29	58,92	+5,29	59,20	+5,80
51,95	52,25	+0,58	51,82	−0,25	52,32	+0,72	52,08	+0,25	52,10	+0,29
58,30	58,20	−0,17	58,73	+0,74	58,40	+0,17	59,22	+1,58	58,05	−0,43
50,20	48,22	−3,94	49,16	−2,07	48,28	−3,82	48,05	−4,26	48,36	−3,66
49,45	49,70	+0,51	49,70	+0,51	49,70	+0,51	49,72	+0,52	50,50	+2,13
Mittelwerte:		-0,12		+0,95		+0,57		+0,68		+0,83

Der Seesalzgehalt von 20‰ bildet, wie im ersten Kapitel gezeigt wurde, die Grenze für die Lebensfähigkeit des Flußkrebses; in allen höher konzentrierten Außenmedien starb er schon nach kurzer Zeit. Bei der Gewichtskontrolle von Tieren in unverdünntem Seewasser

wurden folgende Werte (Tabelle 8) erhalten, die geeignet sind, diese Befunde zu erklären.

Tabelle 8. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Meerwasser ($S = 29^0/_{00}$)[1].

Zeit in Stunden												
0	4		24		48		69		72		96	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
49,33	49,25	−0,16	48,91	−0,85	48,41	−1,87	46,56	−5,61				
49,40	49,00	−0,81	48,52	−1,78	47,12	−4,63						
53,21			52,02	−2,24								
48,93			47,25	−3,45	46,67	−4,65						
54,26			53,47	−1,46	51,42	−5,20						
41,05			41,05	0	40,90	−0,37			40,12	−2,26	39,12	−4,68
42,90			42,17	−1,73	42,49	−0,96			41,52	−3,31	40,82	−4,85
55,90			55,40	−0,89	55,56	−0,61			54,55	−2,42		
58,16			57,44	−1,24	55,14	−5,19			54,80	−5,79		
48,45			48,45	0	47,64	−1,68			45,91	−5,25		
55,07			51,95	−5,61								
55,30			54,40	−1,62	53,83	−2,66			52,73	−4,63		
57,90			57,55	−0,63	56,42	−2,56			56,36	−2,66		
Mittelwerte:		−0,49		−1,65		−2,76		−5,61		−3,76		−4,77

Die mitgeteilten Gewichte stammen nur von lebenden Krebsen. Sie zeigen, daß *Potamobius* in Meerwasser ($29^0/_{00}$) an Gewicht abnimmt;

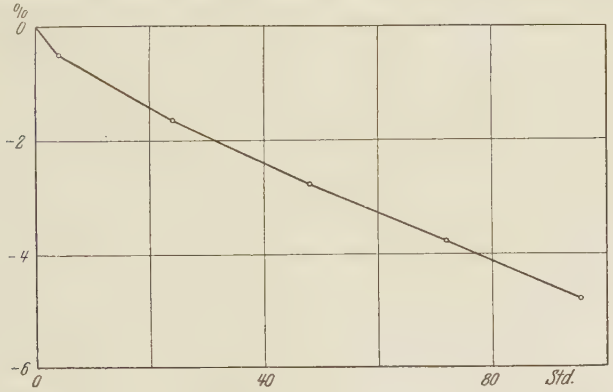

Abb. 1. Gewichtsänderung von *Potamobius astacus* nach Überführung aus Süßwasser in reines Meerwasser von $29^0/_{00}$ Salzgehalt.

mit zunehmender Dauer des Aufenthalts in diesem Medium vergrößert sich auch der Wasserverlust. Die aus den Mittelwerten konstruierte Kurve (siehe Abb. 1) zeigt daher auch einen stetigen Abfall, der durch

[1] Die Werte stammen nur von lebenden Krebsen.

den langsamen osmotischen Wasserentzug zu erklären ist. Die Gewichtsabnahme der einzelnen Tiere ist verschieden groß; dieses ungleiche Verhalten möchte ich darauf zurückführen, daß *Potamobius* auch in dieser stark hypertonischen Konzentration, ebenso wie in der Seesalzlösung von nur $20^0/_{00}$, dem osmotischen Wasserentzug einen gewissen Widerstand entgegenzusetzen vermag; denn die Krebse, die schon nach kurzem Aufenthalt in Seewasser einen großen Teil ihres Gewichtes verlieren, sterben eher als die mit geringerer Gewichtsabnahme. Je kräftiger ein Tier ist, umso länger wird es der osmotischen Wirkung des Meerwassers Widerstand leisten können und umso größer wird seine Lebensdauer sein.

Nach diesen Versuchen würde es genügen, für den Tod von *Potamobius* in hypertonischen Medien die Änderung des Gesamtwassergehalts allein verantwortlich zu machen; letztere wird bewirkt durch die hohe Molarkonzentration der umgebenden Flüssigkeit. Die Menge der zirkulierenden Körpersäfte wird derart verringert, daß von diesen Flußkrebsen am dritten Tage nur einige Tropfen Blut zu erhalten sind. In Meerwasser abgestorbenen Tieren ist auch nicht die geringste Menge Hämolymphe zu entnehmen. Die tödliche Wirkung des stark hypertonischen Mediums besteht also, wie oben gesagt, darin, daß durch den äußeren osmotischen Überdruck den Krebsen ein großer Teil ihrer Körpersäfte entzogen wird. Demnach müßte eine Lebensverlängerung der Tiere in diesen Lösungen erreicht werden, wenn vor dem Einsetzen des osmotischen Wasseraustausches die Innenkonzentration bis zu einem bestimmten Grad erhöht, oder wenn die verlorene Flüssigkeitsmenge dauernd ersetzt wird. Durch Injektion von Seewasser ($S = 29^0/_{00}$) wurde versucht, diese beiden Bedingungen zu erfüllen. Einigen Krebsen wurden mit Hilfe einer Injektionsspritze wenige Kubikzentimeter Blut entnommen und durch die gleiche Menge Seewasser ($\Delta = 1{,}57^0$ C) ersetzt. Die auf diese Weise behandelten Tiere blieben in Leitungswasser wochenlang am Leben und unterschieden sich äußerlich nicht von normalen Flußkrebsen; eine Gewichtsänderung war nach 24 Stunden nicht festzustellen. In Seewasser dagegen starben sie nach der gleichen Zeit wie nicht behandelte Krebse (Tabelle 9a und b).

Tabelle 9a. Das Verhalten von Flußkrebsen in Süßwasser, denen Seewasser injiziert wurde (nach vorheriger Blutentnahme).

Entnommene Blutmenge in ccm	Injiziertes Seewasser in ccm	Anzahl der Tiere	Zustand am Ende des Versuchs
1	1	1	lebend
1	1	1	tot nach 2 Tagen
2	2	2	lebend

Dieser Versuch wurde in folgender Weise variiert: *Potamobius* blieb einige Zeit in Seewasser; durch den in diesem Medium stattfindenden

Tabelle 9b. Das Verhalten von Flußkrebsen in Seewasser, denen Seewasser injiziert wurde (nach vorheriger Blutentnahme).

Entnommene Blutmenge in ccm	Injiziertes Seewasser in ccm	Anzahl der Tiere	Zustand am Ende des Versuchs
2	2	1	tot nach 5 Tagen
1	1	2	tot nach 3 Tagen

osmotischen Wasserentzug verlor er einen Teil seiner Körperflüssigkeit. Es war daher nicht nötig, den Tieren Blut vor der Injektion zu entnehmen. Es wurden ihnen dann einige Kubikzentimeter Seesalzlösung eingespritzt, und nach einigen Tagen wurde diese Injektion wiederholt. Ein gewisser Erfolg dieses Verfahrens ließ sich feststellen (siehe Tabelle 10).

Tabelle 10. Das Verhalten von Flußkrebsen in Seewasser, denen Seewasser injiziert wurde (ohne vorherige Blutentnahme).

Aufenthalt in Seewasser in Tagen	Injiziertes Seewasser in ccm	Anzahl der Tiere	Zustand am Ende des Versuchs
4	2	1	tot nach 8 Tagen
3	2	4	
6	2	dieselben 4 Tiere	tot am 8. Tage

Die Lebensdauer dieser Krebse war gegenüber derjenigen nicht behandelter Tiere um einige Tage verlängert. Zum Schluß des Versuches besaßen aber auch diese Flußkrebse nur wenige Tropfen Blut. Wie sind die Ergebnisse zu deuten? Die Erhöhung des Salzgehaltes im Innenmedium schadet *Potamobius* nicht, denn in Leitungswasser sind die in gleicher Weise behandelten Tiere lebensfähig. Eine Erklärung ist meines Erachtens nur so zu geben: Die wenigen Kubikzentimeter Seewasser reichen nicht aus, um die Konzentration der Körpersäfte in genügendem Maße zu steigern. Durch die Injektion wird zwar der Salzgehalt des Blutes erhöht, die übrigen Körpersäfte (Gewebesäfte) aber haben noch den gleichen Gefrierpunkt wie in Süßwasser. Der osmotische Druckunterschied zwischen diesen Gewebesäften und dem Blut gleicht sich bald aus, und dadurch resultiert nur eine geringe Erhöhung der Gesamtkonzentration im Innenmedium. Der schädigende Einfluß des Seewassers ist also nur unwesentlich verringert. Andererseits wird die zirkulierende Flüssigkeitsmenge der Krebse, denen kein Blut entnommen wurde, durch die Injektion vermehrt und auf diese Weise der vollständige Verlust der Körperflüssigkeit für einige Zeit hinausgeschoben. Daher sterben diese Tiere auch erst nach längerem Aufenthalt in Seewasser.

Auf Grund der oben beschriebenen Versuche könnte man der Ansicht sein, daß der Tod in Meerwasser durch den osmotischen Wasserentzug verursacht wird. Wenn diese Annahme stimmt, müssen die Flußkrebse ebenfalls sterben, wenn ihnen die gleiche Menge Flüssigkeit, die sie durch

Osmose in Seewasser verlieren, durch Austrocknen entzogen wird. Entsprechend wurden einige lebende Tiere in einen Exsikkator gebracht; dort trat sehr schnell eine Gewichtsabnahme ein. Dieser Gewichtsverlust wird im Anfang dadurch verursacht sein, daß das an der Körperoberfläche haftende Wasser verdunstet. Nach kurzer Zeit jedoch wird sich auch die Menge der Körperflüssigkeit verringern müssen. Es konnte tatsächlich nach 23 Stunden nur noch wenig Blut gewonnen werden, ebenso wie von Krebsen in Seewasser. Im einzelnen zeigten die Wägungen, daß *Potamobius* (3 Exemplare) nach siebenstündigem Aufenthalt im Exsikkator 2,63%, nach 23stündigem 8,73% seines Körpergewichts verloren hatte. Trotz der großen Gewichtsabnahme aber waren die Tiere noch sehr frisch: der Wasserverlust war also nicht imstande sie zu schwächen. Zum Vergleich möchte ich noch einmal kurz das an Flußkrebsen in Seewasser gewonnene Ergebnis ins Gedächtnis zurückrufen. In diesem Medium starben die Tiere schon, wenn sie nur 5% ihres Körpergewichts verloren hatten. Auf Grund dieser Untersuchungen besitzt die oben erörterte Möglichkeit, daß der Tod von *Potamobius* in Meerwasser allein durch den osmotischen Wasserentzug verursacht wird, nur noch geringe Wahrscheinlichkeit. Zur Klärung dieser Frage ist es aber notwendig, außer den Änderungen des Körpergewichts, zumindest auch noch die Molarkonzentration des Blutes der Krebse in den beiden verschiedenen Medien miteinander zu vergleichen.

III. Die Abhängigkeit der Blutkonzentration vom Salzgehalt des umgebenden Mediums.

Wie bei der Besprechung der Literatur bereits erwähnt wurde, hat schon Duval (1925) in einigen Experimenten den Einfluß von veränderten Außenmedien auf die Molarkonzentration der Hämolymphe von *Potamobius* geprüft. Dieser Autor hielt einige Flußkrebse in hypertonischen Seesalzlösungen (siehe Tabelle 11) und fand, daß der Salzgehalt

Tabelle 11. Tabelle von M. Duval.

Gefrierpunkt des Außenmediums in ° C	Gefrierpunkt des Blutes in ° C	Gefrierpunkt des Außenmediums in ° C	Gefrierpunkt des Blutes in ° C
−0,02	−0,80	−1,45	−0,93
−0,85	−0,84	−1,90	−0,92
−1,00	0,83	−2,60	−1,05

des Blutes sich nach 24 Stunden nicht nennenswert geändert hatte. Wegen der kurzen Versuchsdauer jedoch ist es unwahrscheinlich, daß bereits ein vollständiger Austausch zwischen Innen- und Außenmedien stattgefunden hatte — wie Duval selbst zugibt; es ist deshalb nicht möglich, diese Ergebnisse auszuwerten.

Da, wie schon erwähnt wurde, meine Versuchstiere in Seewasser bis zu $20^0/_{00}$ Salzgehalt dauernd lebensfähig waren, konnte ich verwertbare Resultate erzielen. Einige Flußkrebse wurden 5 Wochen lang in verschiedenen Seesalzlösungen ($\Delta = 0{,}55^0$ C, $\Delta = 0{,}80^0$ C, $\Delta = 0{,}95^0$ C und $\Delta = 1{,}02^0$ C) gehalten; nach dieser Zeit war ein Gleichgewichtszustand zwischen der inneren und äußeren Konzentration anzunehmen. Die Gefrierpunktsbestimmungen des Blutes dieser Tiere ergaben folgende Werte:

Tabelle 12. Abhängigkeit der Blutkonzentration vom Salzgehalt des Außenmediums.

Anzahl der Tiere	Gefrierpunkt des Außenmediums in ° C	Gefrierpunkt des Blutes in ° C
3	−0,02	−0,80
3	−0,55	−0,95
6	−0,80	−1,00
3	−0,95	−1,04
3	−1,02	−1,14

Die in dieser Tabelle zusammengestellten Resultate lassen eine Steigerung des Salzgehaltes der Körpersäfte bei allen Versuchstieren erkennen. Je niedriger der Gefrierpunkt des Außenmediums liegt, um so mehr vergrößert sich die Molarkonzentration des Blutes. Die Körper-

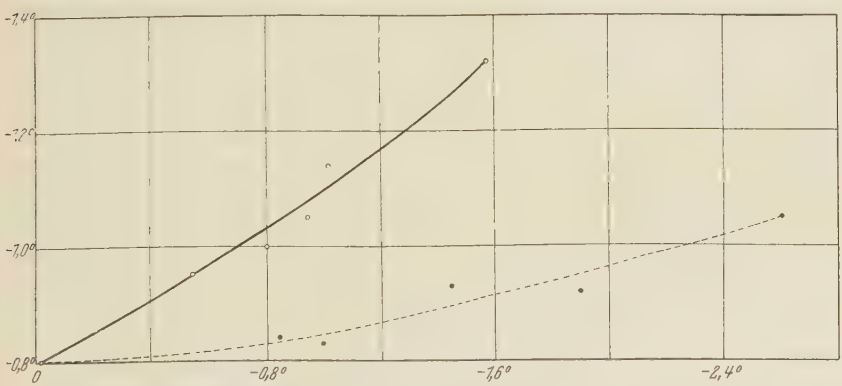

Abb. 2. Gefrierpunktserniedrigung des Blutes von *Potamobius astacus* nach Aufenthalt in verschieden konzentrierten Seesalzlösungen. Die gestrichelte Linie gibt die von DUVAL ermittelten Werte an. Abszisse: Außenmedium. Ordinate: Innenmedium.

flüssigkeit von *Potamobius* ist am Ende des Versuchs (nach 5 Wochen) immer hypertonisch zur umgebenden Seesalzlösung.

Wie kann diese Erhöhung des Salzgehaltes im Blut erklärt werden? Nach der OVERTONschen Hypothese nehmen, wie schon erwähnt, die Flußkrebse in hypotonischen Medien Wasser osmotisch auf. Dadurch werden die Körpersäfte aber nicht verdünnt, denn die Exkretionsorgane

schaffen, nach Ansicht dieses Autors, die aufgenommene Menge Flüssigkeit wieder nach außen. Das Gewicht und die Molarkonzentration des Innenmediums müßten also konstant bleiben. Jedoch ergeben die mitgeteilten Gefrierpunktsbestimmungen, daß der Salzgehalt des Blutes der längere Zeit in Seesalzlösung gehaltenen Krebse gestiegen ist; da aber das Gewicht dieser Tiere — und somit auch der Gesamtwassergehalt — sich nicht geändert hat, ist nur die einzige Schlußfolgerung möglich, daß Salze von außen aufgenommen worden sind, und daß sie die Molarkonzentration der Körpersäfte erhöht haben.

In isotonischem Seewasser blieb das Gewicht von *Potamobius* ebenfalls konstant. Es kann in diesem Medium, im Gegensatz zu dem hypotonischen, keine osmotische Wasseraufnahme in das Tier stattfinden. Auch hier steigt der Salzgehalt des Blutes; es müssen deshalb auch in diesem Falle Salze aus der umgebenden Lösung in die Körperflüssigkeit gedrungen sein.

Ein osmotischer Wasserentzug fand, wie aus dem vorigen Kapitel ersichtlich, in hypertonischen Medien bis zu $20^0/_{00}$ Salzgehalt noch nicht statt, vielmehr blieb das Gewicht der Versuchstiere konstant. Diese überraschende Beobachtung wurde durch aktive Resistenz des lebenden Organismus erklärt. Da der Gefrierpunkt des Blutes erniedrigt wurde, müssen auch hier Salze aus der umgebenden Flüssigkeit entgegen der osmotischen Wirkung des Seewassers in das Tier eingedrungen sein.

Die Körpersäfte der Krebse in all diesen untersuchten Seesalzlösungen waren am Schluß des Versuchs hypertonisch zum Außenmedium. Wir müssen uns nun die Frage vorlegen: Ist nach dieser Zeit die endgültige Konzentration des Blutes erreicht, oder steigt noch weiterhin der Salzgehalt der Körperflüssigkeit? Die Antwort wurde sehr leicht gefunden, indem die Hämolymphe von Tieren, die in dem isotonischen Medium eine verschieden lange Zeit lebten, kryoskopiert wurde.

Die aufgezeichneten Gefrierpunktsbestimmungen (siehe Tabelle 13) ergeben, daß die Molarkonzentration des Blutes nur bis zu einem für

Tabelle 13. Abhängigkeit der Blutkonzentration von der Dauer des Aufenthaltes in isotonischem Salzwasser ($S = 15^0/_{00}$).

Zeit	Gefrierpunkt des Außenmediums in °C	Gefrierpunkt des Blutes in °C
1 Stunde	−0,80	−0,80
114 Stunden	−0,80	−0,84
32 Tage	−0,80	−1,00
6 Wochen	−0,80	−1,00

jede Seesalzlösung bestimmten Grad steigt und dann konstant bleibt. Nach 32 Tagen hat sich der neue Gleichgewichtszustand zwischen Innen- und Außenmedium herausgebildet.

Auf Grund dieser letzten Versuchsergebnisse möchte ich annehmen, daß die Salze vom Flußkrebs aktiv aufgenommen werden, um die Hypertonie des Innenmediums gegenüber dem Außenmedium wieder herzustellen. In reinem Meerwasser (29‰ Salzgehalt) verloren nun, wie schon erwähnt worden ist, die Krebse einen großen Teil ihrer Körperflüssigkeit. Wenn auch in dieser Lösung eine aktive Salzaufnahme von seiten des Tieres stattfindet, muß diese, zusammen mit dem osmotischen Wasserentzug, eine besonders starke Erhöhung der Molarkonzentration im Innenmedium bewirken. Um dieses zu untersuchen, wurde das Blut mehrerer Flußkrebse, die 3 Tage in Seewasser lebten, kryoskopiert. Obschon der Gewichtsverlust der einzelnen Tiere verschieden groß war (siehe Tabelle 14), ist der Gefrierpunkt der Körpersäfte dennoch ungefähr

Tabelle 14. Beziehung zwischen der Gewichtsabnahme in Meerwasser und dem Gefrierpunkt des Blutes.

Gewichtsabnahme in %	Gefrierpunkt des Blutes in ° C	Gewichtsabnahme in %	Gefrierpunkt des Blutes in ° C
2,40	1,24	5,25 u. 5,75	1,28
2,05	1,24	4,6	1,26

gleich. (Die geringen Unterschiede sind wohl nicht auf die mehr oder weniger große Gewichtsabnahme zurückzuführen, denn auch der Salzgehalt des Blutes der Flußkrebse in Süßwasser zeigt Schwankungen [zwischen $\Delta = 0{,}78^0$ C und $\Delta = 0{,}86^0$ C]). Diese Tatsache besagt, daß die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes dieser Krebse nicht allein durch den osmotischen Wasserverlust zustande kommt, sondern daß auch Salze von außen aufgenommen werden müssen, und zwar entgegen dem osmotischen Wasserentzug.

Einen weiteren Beweis für diese Überlegung geben vielleicht auch die Gefrierpunktsbestimmungen vom Blut der einige Zeit im Exsikkator gehaltenen Tiere (siehe S. 494). Nach 7stündigem Aufenthalt war der Salzgehalt im Innenmedium noch nicht verändert ($\Delta = 0{,}80^0$ C) (Gewichtsverlust = 2,63%), nach 23 Stunden aber zeigte er eine Steigerung auf $\Delta = 0{,}92^0$ C (Gewichtsverlust = 8,73%). Diese Krebse hatten demnach in den letzten 16 Stunden 6,1% (= 8,73—2,63) an Gewicht verloren; die Molarkonzentration ihrer Körpersäfte jedoch war die gleiche wie bei Seewassertieren, die nur 1,65% abgenommen hatten.

Die Blutkonzentration der 3 Tage in Seewasser gehaltenen Krebse zeigte also keine Beziehung zu der stattgefundenen Gewichtsabnahme. Etwas ganz Ähnliches ergibt auch der Vergleich der allmählichen Änderung des Salzgehaltes im Innenmedium mit der des Gewichtes nach Überführung von *Potamobius* in Seewasser; d. h. die Kurven, die aus den Gefrierpunkten des Blutes und aus den Gewichtsverlusten konstruiert

wurden, stimmen nicht miteinander überein (siehe Tabelle 15 und Abb. 1 und 3). Während die Molarkonzentration der Körpersäfte im Anfang

Tabelle 15. Abhängigkeit der Blutkonzentration von der Dauer des Aufenthaltes in Meerwasser ($S = 29‰$).

Zeit in Stunden	Gefrierpunkt des Außenmediums in °C	Gefrierpunkt des Blutes in °C
25	−1,57	−0,92
48	−1,57	−1,14
72	−1,57	−1,26
96	−1,57	−1,32

stärker, später schwächer zunimmt, erfährt das Körpergewicht eine stetige Verringerung. Diese allmähliche Steigerung des Salzgehaltes im Innenmedium kann also nicht allein durch Wasserexosmose erklärt werden, auch in diesem Fall muß eine Salzaufnahme stattgefunden

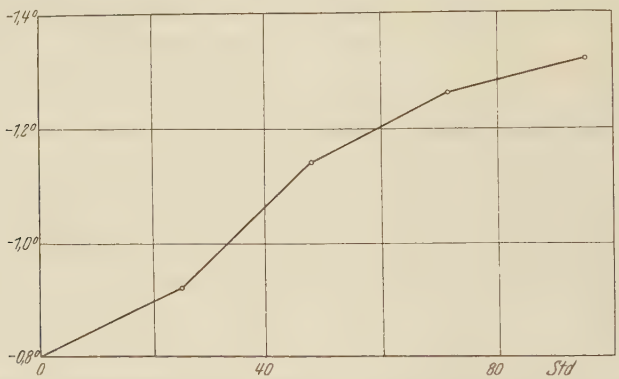

Abb. 3. Gefrierpunktserniedrigungen des Blutes von *Potamobius astacus* nach verschieden langem Aufenthalt in reinem Meerwasser von 29‰ Salzgehalt.

haben. Eine Hypertonie gegenüber der Seesalzlösung, wie sie in allen vorhergehenden Versuchen beobachtet werden konnte, wird in reinem Meerwasser jedoch nicht erreicht. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß die Gefrierpunktsbestimmungen noch höhere Werte für die Molarkonzentration des Blutes gezeigt haben würden, wenn nicht der Tod den Austausch zwischen Körpersäften und umgebender Flüssigkeit vorzeitig zum Stillstand gebracht hätte.

IV. Die osmoregulatorische Tätigkeit der Antennendrüsen.

Die Exkretionsorgane der süßwasserlebenden Evertebraten schaffen nach Ansicht vieler Autoren die osmotisch aufgenommene Wassermenge wieder nach außen; sie funktionieren also gleichzeitig osmoregulatorisch. Um die Richtigkeit dieser Annahme für *Potamobius* zu prüfen, wurde

einerseits die von den Antennendrüsen produzierte Menge Flüssigkeit bestimmt, andererseits aber auch die Molarkonzentration des Harnes gemessen.

Die erste Untersuchung war relativ einfach auszuführen: In den Basalgliedern der zweiten Antenne des Flußkrebses münden die Ausführungsgänge der Harnblase; die Öffnung ist von einem dünnen Verschlußhäutchen überdeckt. Wenn nun die Exkretionsorgane solcher Tiere, die in Leitungswasser leben, fest verschlossen werden, sodaß keine Flüssigkeit nach außen gelangen kann, so muß das Wasser, das sonst ausgeschieden worden wäre, im Körper zurückbleiben und ein Schwererwerden der Krebse verursachen. Die Gewichtszunahme kann dann als Maß für die Menge des produzierten Harnes genommen werden. Als bestes Verschlußmittel hat sich, wie schon oben erwähnt, „Plerodont" erwiesen. Es erhärtet schnell und haftet auch auf feuchten Stellen; in Wasser löst es sich nicht ab. Die Werte für die im Abstand von einigen Stunden kontrollierten Gewichtszunahmen plombierter Flußkrebse in Süßwasser sind in der Tabelle 16 aufgezeichnet.

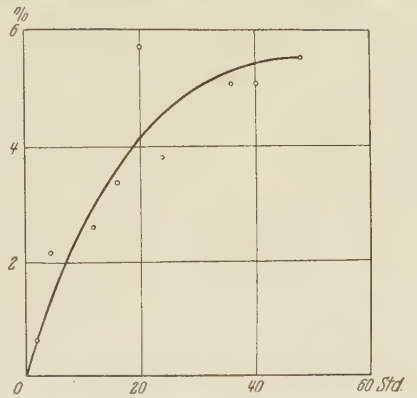

Abb. 4. Gewichtsänderung von *Potamobius astacus* in Süßwasser nach Verschluß der Antennendrüsen.

Die Tiere nehmen in Leitungswasser sehr stark an Gewicht zu. Die Flüssigkeitsmenge, die von den Antennendrüsen in 24 Stunden abgeschieden wird, beträgt, wie man auf Grund der ermittelten Gewichtsänderungen (Tabelle 16) schließen muß, durchschnittlich 3,8% des Gesamtkörpergewichts; auf den Gesamtwassergehalt von *Potamobius* (74,4%; siehe S. 485) umgerechnet, bedeutet diese Zahl eine Gewichtszunahme von 5,1% der Körperflüssigkeit. Aus der Gewichtskonstanz umplombierter Tiere in Süßwasser (siehe Tabelle 1) aber geht hervor, daß auch ebensoviel Flüssigkeit aufgenommen ist, wie abgegeben wird.

Die plombierten Krebse sind in Süßwasser nicht lange zu halten, sie sterben schon nach 2 Tagen. Vielleicht ist ein solcher Tod durch die aufgenommene Wassermenge verursacht, die die Molarkonzentration der Körpersäfte etwas herabsetzt, und die gleichzeitig eine starke Erhöhung des Binnendrucks zur Folge hat. Der Gefrierpunkt des Blutes dieser Tiere ist unwesentlich gestiegen. Er beträgt nach 40 Stunden durchschnittlich nur $\Delta = 0{,}76^0$ C (festgestellt an 4 Tieren). Wahrscheinlicher tritt eine Vergiftung durch die zurückgehaltenen Exkrete ein.

Hieran anschließend soll ein interessantes Versuchsergebnis erwähnt

Tabelle 16. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Süßwasser, deren Antennendrüsen verschlossen sind.

Zeit in Stunden																						
0	2		5		12		16		20		24		36		40		48		62			
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%		
43,00	43,42	+0,97			44,16	+2,70	44,70	+3,95														
53,40	53,84	+0,82			55,10	+3,20	55,72	+4,33														
47,50	47,40	0			48,14	+1,32	48,47	+2,05														
47,89	48,25	+0,75			49,52	+3,40	50,02	+4,45														
29,01			29,72	+2,44	30,33	+4,54			30,44	+4,93			30,66	+5,70					31,94	+9,72		
38,92			39,62	+1,88	40,01	+2,80			39,54	+1,65			40,73	+4,65								
35,55			36,30	+2,10	37,10	+4,35																
51,93					54,16	+4,30			55,15	+6,20												
45,25					48,00	+6,09			49,15	+8,60					49,34	+9,00						
34,32					36,20	+5,48			36,80	+7,20												
62,57					63,05	+0,77	63,55	+1,56							64,63	+3,30						
65,92					67,09	+1,78	67,40	+2,25							67,20	+1,95						
52,35					53,85	+2,86	54,89	+4,85							55,52	+6,05						
61,40											63,74	+3,80					66,72	+8,65				
45,20											46,00	+1,77					46,28	+2,40				
Mittel-werte:		+0,64		+2,14		+2,58		+3,35		+5,71		+3,79		+5,07		+5,07		+5,53		+9,72		

werden, das ganz besonders die komplizierte Natur der Osmoregulation beim Flußkrebs vor Augen führt. Die plombierten Tiere, denen nach 40stündigem Aufenthalt in Süßwasser Blut aus einer Schere entnommen war, wurden (ohne Wundverschluß) wieder in Leitungswasser gebracht. Nach 61 Stunden war eine weitere Gewichtszunahme festzustellen; das Blut jedoch hatte eine andere Molarkonzentration, die erstaunlicherweise höher als vorher war. Die Gefrierpunkte der Körpersäfte dieser 4 Krebse betrugen jetzt 0,82° C, 0,86° C, 0,80° C und 0,84° C. (Das Wasser in dem Aquarium war jeden Tag gewechselt worden.) Nach weiteren 62 Stunden lebten noch 2 Tiere, denen beide Scheren abgenommen waren; sie hatten auch fernerhin zugenommen. Der Salzgehalt der Körperflüssigkeit aber hatte sich nicht geändert, er war der gleiche wie der nach 61 Stunden. Ein einziger Flußkrebs lebte noch nach 9 Tagen; sein Gewicht war nach dieser Zeit erneut gestiegen. Sein Anfangsgewicht betrug 65,92 g; die erste Bestimmung, nach 40 Stunden, ergab eine Zunahme von 1,26 g; in der nächsten Zeit (61 Stunden) gewann er 5,4 g. Während der letzten 4 Tage betrug seine Gewichtsänderung + 7,62 g. Im ganzen hatte er also 14,28 g zugenommen. Das zweite Tier, das nach 196 Stunden tot war, zeigte ähnliche Werte. (Tote Krebse nahmen ebenfalls in Süßwasser an Gewicht zu.) Diese Beobachtungen zeigen, daß Tiere, deren Körperoberfläche an irgendeiner Stelle verletzt ist, eine besonders große Gewichtszunahme aufweisen. Diese Tatsache ist sehr leicht verständlich, da durch diese Stellen das Wasser schneller eindringen kann als durch die intakte Haut. Weiterhin beweisen diese obigen Ergebnisse aber auch, daß der Flußkrebs über eine außerordentlich leistungsfähige Innenregulierung seines Wasserhaus-

Tabelle 17. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Süßwasser, denen eine Antennendrüse verschlossen wurde.

Zeit in Stunden										
0	1		17		20		23		38	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
33,90	33,60	−0,89	34,88	+2,90	34,05	+0,44	34,25	+1,03	34,45	+1,62
35,60	35,30	−0,84	36,12	+1,46						
43,80	43,97	+0,39	44,42	+1,41	44,26	+1,05	44,62	+1,88	44,40	+1,37
Mittelwerte:		−0,45		+1,92		+0,75		+1,50		+1,46

haltes verfügt. Es liegt nahe, in den Geweben (Muskulatur) ein solches als Wasserspeicher wirkendes Regulationsorgan anzunehmen. Es muß das Ziel späterer Untersuchungen sein, diesen Sachverhalt im einzelnen zu deuten.

Die beiden Antennendrüsen von *Potamobius* schaffen die aufgenommene Wassermenge wieder nach außen, wie die Gewichtszunahme plom-

bierter Krebse in Süßwasser ergab. Es lag nun die Frage nahe, ob die von beiden Exkretionsorganen geleistete Arbeit auch von einer Drüse allein bewältigt werden könnte. Um dieses zu untersuchen, wurde einigen Tieren nur die Öffnung am Basalglied entweder der linken oder der rechten Antenne verschlossen (in Süßwasser).

Die Resultate (Tabelle 17) zeigen, daß zwar zunächst eine Gewichtszunahme stattgefunden hat; sie ist jedoch geringer als die der Krebse, denen beide Exkretionsorgane verschlossen sind, und diese Zunahme wird dann im Verlauf einiger Stunden wenigstens teilweise rückgängig gemacht. Daraus folgt, daß eine Antennendrüse allein nicht die gesamte Wassermenge nach außen transportieren kann, daß sie aber wohl teilweise die Arbeit des anderen Exkretionsorgans mit übernimmt.

Das Gewicht der unplombierten Flußkrebse in hypotonischem Seewasser war, wie in Kapitel D, II. festgestellt worden ist, nahezu konstant; der Gesamtwassergehalt der Tiere änderte sich also nicht. Die Konzentration der Körpersäfte ist zwar größer als die der Seesalzlösungen; der Unterschied aber zwischen dem osmotischen Druck des Innen- und dem des Außenmediums ist, auch nach vollendetem Ausgleich, nicht so groß wie in Süßwasser. Es kann demgemäß wohl eine osmotische Wasseraufnahme in diesen Lösungen stattfinden, sie wird aber niemals so groß sein wie in Leitungswasser. Diese Überlegung muß sich als richtig erweisen, wenn die Gewichtszunahme der Krebse mit verschlossenen Antennendrüsen in hypotonischen Konzentrationen kleiner ist als in Süßwasser. Um diese Frage zu entscheiden, wurden daher drei Tiere plombiert und in ein Seewasser von 8‰ Salzgehalt gebracht ($\Delta = 0{,}40^0$ C).

Die Gewichtszunahme dieser Flußkrebse ist, wie aus der Tabelle 18 ersichtlich, innerhalb der gleichen Zeit geringer als die von *Potamobius*

Tabelle 18. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Salzwasser von 8‰, deren Antennendrüsen verschlossen sind.

Zeit in Stunden										
0	15		23		37		94		142	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
62,25	63,55	+1,92	63,73	+2,37	63,78	+2,45	64,22	+6,39	64,55	+ 3,52
53,10	53,60	+0,94	54,23	+2,12	55,10	+3,75	55,45	+4,22		
55,55	56,10	+0,99	56,88	+2,40	57,12	+2,83	60,65	+9,20	62,95	+13,30
Mittelwerte:		+1,28		+2,30		+3,01		+6,60		+ 8,41

in Süßwasser, und zwar ist sie ungefähr halb so groß wie diese. Die osmotische Druckdifferenz zwischen Innen- und Außenmedium beträgt hier ebenfalls die Hälfte von der in Süßwasser. Umgekehrt ist die Lebensdauer größer geworden, wie auch aus der Angabe der Versuchszeiten zu

entnehmen ist. Sie betrug maximal 142 Stunden. Die Tiere nehmen allerdings die gleiche Menge Wasser auf wie die in Leitungswasser, nur ist eine doppelt so lange Zeit dazu erforderlich.

Bei dem soeben geschilderten Versuch wurden die Flußkrebse aus dem Süßwasser genommen, plombiert und in die Seesalzlösung von 8‰ gebracht. Das Innenmedium zeigte dementsprechend bei Beginn des Experiments die für die Süßwassertiere bekannte Konzentration ($\Delta =$ 0,80° C). Es wurden nun auch einige Tiere untersucht, die bereits mehrere Tage mit unverschlossenen Antennendrüsen in Salzwasser von 8‰ lebten. Erst nachdem der Salzgehalt der Körpersäfte gestiegen war, ein

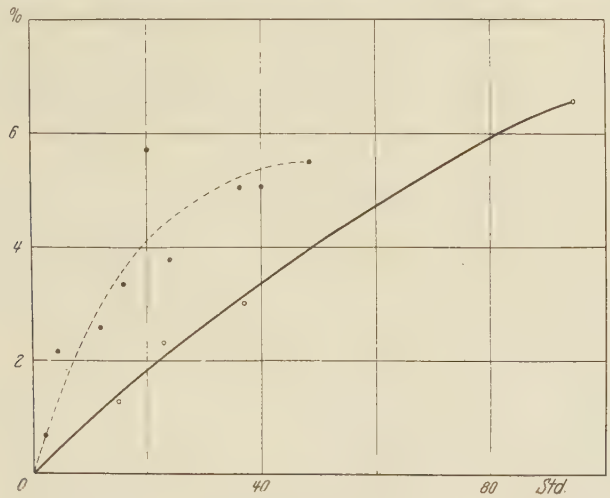

Abb. 5. Gewichtsänderung von *Potamobius astacus* mit Antennendrüsenverschluß nach Überführung aus Süßwasser in eine Seesalzlösung von 8‰ Salzgehalt. Die gestrichelte Linie gibt die durchschnittliche Gewichtsänderung von Flußkrebsen mit verschlossenen Antennendrüsen in Süßwasser an.

gewisser Ausgleich also stattgefunden hatte, wurde Plerodont auf die Mündungen der Exkretionsorgane aufgetragen und nun die Gewichtsänderung festgestellt (Tabelle 19). Da die Gewichtszunahme dieser Flußkrebse, wie aus den mitgeteilten Werten hervorgeht, fast die gleiche ist wie im verhergehenden Versuch, so muß auch die Wasseraufnahme ungefähr ebenso groß geblieben sein, trotz der größeren Konzentrationsdifferenz zwischen Innen- und Außenmedium gegenüber dem letzten Experiment.

In isotonischem Seewasser kann zu Beginn des Versuchs kein Wasser osmotisch in den Körper der Tiere eindringen. Erst allmählich wird durch die langsame Aufnahme von Salzen der osmotische Druck in der Körperflüssigkeit größer. Doch ist der endgültige Unterschied zwischen dem äußeren und inneren Salzgehalt gering ($\Delta = 1{,}00°$ C und $\Delta = 0{,}80°$ C).

Tabelle 19. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Salzwasser von 8‰ vor und nach dem Verschließen der Antennendrüsen.

0 Stunde	Unplombiert: 7 Tage		Plombiert: 2 Tage		4 Tage		9 Tage	
g	g	%	g	%	g	%	g	%
54,75	55,25	+0,93	55,24	0	56,32	+1,93	58,68	+6,20
55,20	52,55	−4,32	52,36	−0,36	52,45	−0,19	53,15	+1,14
58,70	58,05	−1,11	57,77	−0,48	59,84	+3,07	61,75	+6,32
45,50	48,10	+5,70	48,92	+1,70	48,95	+1,76	48,85	+1,56
47,60	46,00	−3,36	47,40	+3,04	48,68	+5,81		
Mittelwerte:		−0,43		+0,78		+2,48		+3,80

Tabelle 20. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in isotonischem

Zeit in Stunden														
0	2		5½		20		24		40		51		63	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
40,25	40,05	−0,50							40,30	+0,01				
43,61	42,97	−1,46							44,05	+1,01				
42,32	43,00	+1,60							43,50	+2,80				
44,10	44,20	+0,26												
40,55	41,05	+1,05							40,94	+0,10				
60,32	60,28	−0,06			60,28	−0,06								
45,48	45,88	+0,88			45,33	−0,33								
44,75	44,63	+0,27			45,23	+1,60								
45,62	45,15	−1,20			44,30	−2,90			43,65	−4,40				
42,73	42,15	−1,40			41,43	−3,05			40,90	−4,20				
39,44	39,98	+1,37			39,73	+0,74			40,37	+2,35				
52,65	53,38	+1,38	52,63	+0,04	53,00	+0,67					53,80	+1,38		
52,82	53,42	+1,14	52,76	+0,11	52,70	−0,23					54,01	+2,35		
41,35							42,15	+1,93	42,43	+2,60			42,55	+2,99
57,13							57,56	+0,75	57,62	+0,85			56,98	−0,26
54,52							53,62	−1,64						
58,28							57,60	−1,16						
57,10							56,28	−1,43						
57,09							55,74	−2,35						
54,60							54,60	0						
60,38							59,33	−1,65						
45,26	44,22	−2,30			45,00	−0,57								
42,60	42,70	+0,24			43,04	+1,03								
47,26	47,35	+0,19			46,72	−1,14								
45,16	44,85	−0,69			45,60	+1,24								
46,10	45,52	−1,26			45,76	−0,77								
42,77	41,99	−1,83			41,86	−1,91								
43,48	43,75	+0,62			44,02	+1,29								

Um nun die Menge des produzierten Harnes in isotonischen Lösungen zu bestimmen, wurden Krebse aus Süßwasser plombiert und in dieses Seewasser ($S = 15^0/_{00}$) gebracht. Der Gefrierpunkt des Außenmediums stimmte zu Beginn des Versuches mit dem des Blutes überein. Daher ist eine Gewichtszunahme in der ersten Zeit nicht zu erwarten (Tabelle 20).

Im Gegensatz zu den vorhergehenden Versuchen ist die Lebensdauer dieser Tiere mit verschlossenen Antennendrüsen, wie auch aus der Tabelle zu entnehmen ist, unbegrenzt. Die Gewichtsänderungen unterscheiden sich ebenfalls von den früheren. Ein Teil der Flußkrebse nimmt an Gewicht zu, ein anderer dagegen ab; die Mittelwerte der beobachteten

Salzwasser ($S = 15^0/_{00}$), deren Antennendrüsen verschlossen sind.

Zeit in Tagen															
69		92		5		6		7		8		16			
g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%		
39,55	−1,74	38,35	−4,73												
43,85	+0,55	43,70	+0,21												
44,25	+4,55	43,90	+3,72												
		43,12	+4,27												
		58,13	+1,74												
												55,35	+1,52		
												58,28	0		
												56.50	−1,05		
												55,32	−3,10		
												54,60	0		
												60,94	+0,93		
45,71	+0,98	44,05	−2,67	43,45	−4,00	44,04	−2,70	44,78	−1,06	44,83	−0,95				
42,74	+0,33	43,75	+2,75	43,32	+1,69	43,42	+1,92	44,12	+3,56	43,68	+2,53				
46,80	−0,97														
46,26	+2,44	46,16	+2,21	46,05	+1,97	46,18	+2,26	45,88	+1,59	46,49	+2,94				
46,25	+0,33	46,37	+0,58	45,88	−0,48	45,80	−0,69	45,88	−0,48	46,20	+0,22				
42,68	−0,26	42,05	−1,69	43,64	+2,04	43,70	+2,17	43,88	+2,60	43,94	+2,74				
45,04	+3,60	44,80	+3,05												

Tabelle 21. Die aus Tabelle 20 berechneten Mittelwerte.

	Zeit in Stunden									Zeit in Tagen				
	2	$5^1/_2$	20	24	40	50	63	69	92	5	6	7	8	16
Mittelwerte in % .	−0,085	+0,075	−0,292	−0,693	+0,124	+1,815	+1,320	+0,981	+0,853	+0,244	+0,592	+1,242	+1,496	−0,283

Gewichtsschwankungen stimmen jedoch mehr oder weniger überein (Tabelle 21).

Ich glaube daher mit Recht annehmen zu können, daß von den Antennendrüsen der Flußkrebse in isotonischem Medium keine nennenswerten Flüssigkeitsmengen nach außen abgegeben werden. Auch nach einem vollständigen Ausgleich (nach 32 Tagen) ist die Konzentrationsdifferenz zwischen innen und außen (nach Tabelle 13) sehr gering; sie wird wahrscheinlich genügen, um einen schwachen osmotischen Wassereinstrom zu bewirken. Nach den Beobachtungen an Tieren, die nur 16 Tage in der isotonischen Seesalzlösung gehalten wurden (siehe Tabelle 20), läßt sich aber darüber nichts aussagen, da hier noch keinerlei Harnproduktion nachzuweisen ist.

In hypertonischen Medien ist der osmotische Druck der Außenkonzentration größer als der der Körperflüssigkeit. Da eine Gewichtsänderung unplombierter Krebse in diesen Lösungen bis zu 20‰ Salzgehalt nicht stattfindet (siehe S. 490), wird auch kein Wasser von dem hypotonischen Innenmedium abgegeben. Auf Grund der vorherigen Überlegungen dürfen also die Krebse mit verschlossenen Antennendrüsen in hypertonischem Seewasser nicht an Gewicht zunehmen. Versuche mit *Potamobius* in einer Seesalzlösung von 20‰ (Tabelle 22) bestätigen diese Annahme.

Die Tiere blieben erst 7 Tage unplombiert in diesem Medium, um sich langsam der veränderten Umgebung anzupassen. Beim Vergleichen der Werte aber ist zu erkennen, daß die Krebse unmittelbar vor und 2 Tage nach Verschluß der Antennendrüsen keine Unterschiede zeigen. Die Gewichtsänderung ist nur sehr gering. Wie anzunehmen war, findet also in dieser Außenkonzentration kein Wasserexport durch die Exkretionsorgane statt. Die Antennendrüsen vermögen jedoch anscheinend in dem hypertonischen (bis zu 20‰ Salzgehalt) ebenso wie in dem isotonischen Medium die Stoffwechselprodukte nach außen zu schaffen, denn von allen Flußkrebsen ist in diesen beiden Seesalzlösungen Harn zu gewinnen. Es dauert allerdings längere Zeit, bis die Harnblasen nach einer Entleerung wieder gefüllt sind. Die Antennendrüsen haben jetzt nur rein exkretorische Funktion.

Tabelle 22. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Salzwasser von 20‰, deren Antennendrüsen verschlossen sind.

Anfangsgewicht	Unplomb.: 7 Tage		Plombiert: 2 Tage		4 Tage		9 Tage	
g	g	%	g	%	g	%	g	%
55,97	59,20	+5,80	59,00	−0,34	59,22	0	60,02	+1,38
51,95	52,10	+0,29	52,50	+0,76	52,64	+1,03	53,18	+2,07
58,30	58,05	−0,43	58,96	+1,56	59,77	+2,94	58,85	+1,37
50,20	48,36	−3,66	48,36	0	48,72	+0,75	49,92	+3,21
49,45	50,50	+2,13	50,36	−0,28	50,60	+0,20	49,91	−1,17
Mittelwerte:		+0,83		+0,34		+0,98		+1,37

In Meerwasser ($S = 29‰$) verlieren die Flußkrebse, deren Antennendrüsen nicht verschlossen sind, an Gewicht, wie oben gezeigt worden ist (siehe S. 491). Eine osmotische Wasseraufnahme der Krebse kann in dem stark hypertonischen Medium nicht stattfinden. Aus diesem Grunde ist anzunehmen, daß die Gewichtsabnahme der plombierten und unplombierten Tiere die gleiche sein wird. Erstaunlicherweise jedoch zeigt ein

Abb. 6. Gewichtsänderung von *Potamobius astacus* mit Antennendrüsenverschluß nach Überführung aus Süßwasser in reines Meerwasser von 29‰ Salzgehalt. Die gestrichelte Linie gibt die Gewichtsänderung unplombierter Flußkrebse unter sonst den gleichen Bedingungen an.

Potamobius, dessen Antennendrüsen verschlossen sind, in Meerwasser ein anderes Verhalten als unplombierte Tiere (siehe Tabelle 23). Man sieht, daß in den ersten Stunden das Gewicht steigt, dann aber um so schneller abnimmt. Diese Flußkrebse sterben sehr bald; schon nach 60 Stunden sind sie tot, während sie unplombiert in dem gleichen Medium 3 Tage leben können. Der Gewichtsverlust ist beim Tode infolge der geringeren Lebensdauer in Seewasser nicht so groß wie bei Tieren mit unverschlossenen Antennendrüsen, denn nach 60 Stunden ist in beiden

Fällen die Gewichtsabnahme, wie die Kurven (Abb. 6) ersichtlich machen, die gleiche.

Die anfängliche Gewichtszunahme (siehe Tabelle 23) in dem stark hypertonischen Meerwasser kann nur durch einen aktiven Wasserimport erfolgen. Diese Flüssigkeitsmenge wird von den Exkretionsorganen wieder nach außen transportiert, denn Krebse, deren Antennendrüsen unverschlossen sind, nehmen nicht zu. Der osmotische Wasserentzug in Meerwasser, der eine starke Gewichtsabnahme bewirkt und dadurch das Tier schwächt, verhindert vielleicht die weitere Aufnahme von Flüssigkeit. Doch kann auf Grund dieser Versuche nicht entschieden werden, ob auch weiterhin Wasser von außen importiert wird, da die Menge der osmotisch abgegebenen Flüssigkeit immer größer sein wird

Tabelle 23. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in Meer-

Zeit in										
0	2		5		12		16		20	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
41,62			42,55	+2,24	42,25	+1,52			42,48	+2,06
51,50			51,25	−0,49	50,62	−1,71			50,81	−1,34
34,56			34,51	−0,14	33,90	−1,90			33,98	−2,76
32,08	33,33	+3,88	33,12	+3,23			32,64	+1,74		
36,50	36,88	+1,04	37,53	+2,82			36,90	+1,10		
56,58	57,67	+1,93			57,42	+1,51			55,88	−1,24
37,12	37,68	+1,24			37,60	+1,02			36,90	−0,59
32,09	32,57	+1,49					32,54	+1,40		
54,70	56,02	+2,42					55,63	+1,70		
35,25	36,26	+2,87								
46,45			45,95	−1,08			45,33	−2,42	44,93	−3,28
42,28			42,97	+1,64			41,98	−0,71	40,82	−3,45
41,65			41,98	+0,79						
42,80							42,12	−1,59	40,17	−6,40
61,16	60,47	−1,12	59,72	−2,34						
62,75	62,65	−0,16	60,80	−2,36						
46,90	46,96	+0,13	46,70	−0,43						
40,13	39,96	−0,42	40,10	+0,07						
64,90	63,45	−2,24	63,35	−2,40						
56,82										
55,85										
65,52										
55,98										
57,24										
56,40										
Mittelwerte:		+0,92		+0,12		+0,09		+0,18		−2,13

als die der aktiv aufgenommenen. Die Ursache dafür, daß in Meerwasser die Krebse mit verschlossenen Antennendrüsen früher sterben als unplombierte Tiere, bilden vielleicht die giftig wirkenden Stoffwechselprodukte, die nicht nach außen abgegeben werden können und die tödliche Wirkung des Wasserentzuges unterstützen. Von plombierten Flußkrebsen sind nämlich nach 24 Stunden, ebenso wie von *Potamobius* mit offenen Antennendrüsen, kaum wenige Tropfen Harn zu gewinnen, obschon die Exkretionsorgane zu Beginn des Versuchs größere Flüssigkeitsmengen enthalten müssen, da die Tiere direkt aus Leitungswasser kommen; hier aber sind die Harnblasen immer gefüllt. Das in den Antennendrüsen befindliche Wasser muß also wieder in die Körperflüssigkeit rückresorbiert worden sein.

wasser ($S = 29‰$), deren Antennendrüsen verschlossen sind.

Stunden									
25		36		42		48		62	
g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
		41,42	−0,48					40,92	−1,68
		50,82	−1,32					49,12	−4,61
31,12	−2,99								
35,02	−4,03								
				35,56	−4,20				
32,35	+0,81			32,05	−0,12				
53,98	−1,32								
33,70	−4,40								
						54,66	−3,84		
						54,00	−3,32		
						65,26	−0,40		
						54,42	−2,80		
						54,86	−4,16		
						54,52	−3,34		
	−2,39		−0,90		−2,16		−2,94		−3,15

Die bisherigen Versuche über die Tätigkeit der Exkretionsorgane stützen nur zum Teil die Overtonsche Anschauung von der „Wasserökonomie". Die Molarkonzentration des Flußkrebsblutes ist bedeutend größer als die des umgebenden Mediums. *Potamobius* nimmt dauernd Wasser auf — ob auf osmotischem Wege bleibt einstweilen dahingestellt —, das von den Antennendrüsen wieder nach außen geschafft wird. Trotz dieses Wasserdurchstromes bleibt der Salzgehalt der Körpersäfte aber konstant. Hieraus muß man schließen, daß der Harn nur eine ganz geringe Molarkonzentration besitzt. Um diese Annahme auf ihre Richtigkeit zu prüfen, wurde der Gefrierpunkt der Exkretionsflüssigkeit von Tieren in Süßwasser bestimmt. Der wasserklare und durchsichtige Harn von 2—3 Tieren, die dem Süßwasser entnommen waren, genügte meistens für eine Bestimmung. *Potamobius astacus* und *Potamobius leptodactylus* haben zwar den gleichen Gefrierpunkt des Blutes, die Molarkonzentration des Harnes jedoch ist verschieden (Tabelle 24a und b).

Tabelle 24a. Gefrierpunkt des Harnes von *Potamobius astacus* in Süßwasser.

Gefrierpunkt des Harnes in °C	Anzahl der Tiere	Gefrierpunkt des Blutes in °C
−0,16	3	−0,79
−0,16	4	−0,84
−0,14	2	−0,82

Tabelle 24b. Gefrierpunkt des Harnes von *Potamobius leptodactylus* in Süßwasser.

Gefrierpunkt des Harnes in °C	Anzahl der Tiere	Gefrierpunkt des Blutes in °C
−0,28	3	−0,80
−0,29	3	−0,82

Der Harn ist bei beiden Species stark hypotonisch zum Blut, aber im Süßwasser hypertonisch zum Außenmedium. Durch die niedrige Molarkonzentration der Exkretionsflüssigkeit also und deren Menge ist, im Verein mit den im Vorangehenden geschilderten Versuchen, bewiesen, daß die Antennendrüsen des Flußkrebses osmoregulatorisch funktionieren.

Aus den Untersuchungen über den Salzgehalt des Blutes der Tiere in veränderten Außenlösungen ging hervor, daß Salze aus dem umgebenden Medium aufgenommen wurden; die Konzentration der Körpersäfte stieg immer nur bis zu einem bestimmten, vom äußeren osmotischen Druck abhängigen Grad; dann blieb der Salzgehalt konstant. Es war nun von Interesse, auch in diesen Seesalzlösungen die Tätigkeit der Antennendrüsen durch Gefrierpunktsbestimmungen der Exkretionsflüssigkeit zu erforschen.

In der Tabelle 25 sind die Gefrierpunkte von Blut und Harn nach Aufenthalt von 16 Tagen in Seewasser von verschiedenem Salzgehalt

Tabelle 25. Abhängigkeit der Molarkonzentration des Harnes vom Salzgehalt des umgebenden Mediums.

Gefrierpunkt des Außenmediums in °C	Gefrierpunkt des Blutes in °C	Gefrierpunkt des Harnes in °C
−0,02	−0,80	−0,16
−0,40	−0,82	−0,21
−0,80	−0,95	−0,32
−1,02	−1,14	−0,83

aufgezeichnet. Der Austausch zwischen Innen- und Außenmedium kann hier noch nicht beendet sein, wie der Vergleich der Gefrierpunkte der Hämolymphe mit denen aus Tabelle 12 ergibt. Dennoch ist die Konzentration der Exkretionsflüssigkeit gestiegen, und zwar um so mehr, je höher der äußere osmotische Druck war. Der Harn ist aber in allen Seesalzlösungen hypotonisch zum Blut und zum Außenmedium, während er in Süßwasser noch hypertonisch zur umgebenden Flüssigkeit war.

Die in Tabelle 25 mitgeteilten Werte für die Gefrierpunkte des Blutes stammen von unplombierten Flußkrebsen. Der Verschluß der Antennendrüsen bewirkt eine Änderung der Blutkonzentration (siehe Tabelle 26).

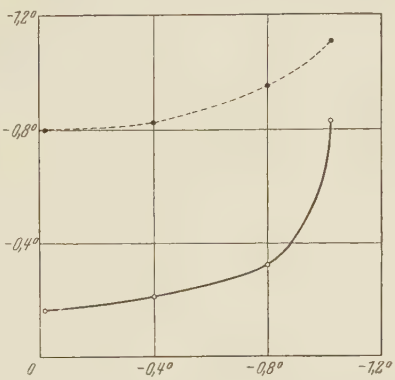

Abb. 7. Gefrierpunktserniedrigungen des Blutes und Harnes von *Potamobius astacus* nach Aufenthalt in verschieden konzentrierten Seesalzlösungen. — — — — = Molarkonzentration des Blutes; ——— = Molarkonzentration des Harnes. Abszisse: Außenmedium. Ordinate: Innenmedium.

Tabelle 26. Änderung der Blutkonzentration von Flußkrebsen, deren Antennendrüsen verschlossen sind.

Gefrierpunkt des Außenmediums in °C	Gefrierpunkt des Blutes in °C	Dauer des Aufenthaltes
−0,02	−0,76	40 Stunden
−0,40	−0,81	9 Tage
−0,80	−0,94	50 Stunden
	−1,14	16 Tage
−1,02	−1,10	9 Tage
−1,57	−1,16	48 Stunden

Diese Untersuchungen ergeben, daß in hypotonischen Seesalzlösungen der Salzgehalt der Körpersäfte von *Potamobius* mit verschlossenen Antennendrüsen kleiner ist als der von unplombierten Krebsen; in isotonischem und hypertonischem Medium dagegen steigt er mehr als bei unplombierten Tieren. Diese Beobachtungen sind wohl folgendermaßen zu erklären: In hypotonischer Konzentration verdünnt die im Körper zurückbleibende Flüssigkeitsmenge das Blut. In isotonischem und hypertonischem Seewasser ist die produzierte Harnmenge so gering, daß ein Verschluß der Antennendrüsen weniger eine Wasserabgabe verhindert, als vor allem ein Verbleiben der sonst mit dem Harn hinausgeschafften Salze im Körper veranlassen wird.

V. Die Bedeutung anderer Organe für die Osmoregulation.

Die bisher mitgeteilten Resultate ergaben, daß der Flußkrebs eine leistungsfähige Innenregulierung seines Wasserhaushaltes besitzt und daß außerdem die Antennendrüsen osmoregulatorische Funktion im Sinne einer Ausfuhrregulierung besitzen. Zur Erklärung einiger Versuche aber mußte angenommen werden, daß auch noch andere Organe regulierend eingreifen können; diese näher festzustellen, wird die Aufgabe des vorliegenden Kapitels sein.

Das Gewicht der Flußkrebse bleibt nach Überführung aus Süßwasser in hypertonische Medien bis zu $20^0/_{00}$ Salzgehalt konstant (siehe S. 490). Es findet demnach in diesen Lösungen kein osmotischer Wasserentzug statt. Dieses Versuchsergebnis kann nur durch die Annahme einer aktiven osmotischen Resistenz erklärt werden.

In diesem Ausnahmefall verhält sich also *Potamobius astacus* ebenso wie unter normalen Bedingungen ein anderer süßwasserlebender Dekapode, *Potamon fluviatile* (*Telphusa*), der kürzlich von C. Schlieper und F. Herrmann (1930) untersucht worden ist. Die Antennendrüsen dieses Krebses funktionieren, wie dort nachgewiesen wurde, nicht osmoregulatorisch; sie dienen lediglich der Exkretion. Der Harn dieses Tieres ist annähernd isotonisch zum Blut und die produzierte Menge, im Gegensatz zu *Potamobius*, außerordentlich gering. Einige Messungen zeigten daß *Potamon* in Süßwasser nach Verschluß der Antennendrüsen innerhalb von 45 Stunden nicht merklich an Gewicht zunimmt (siehe Tabelle 27); sobald die Krebse aber tot sind, tritt eine schnelle Steigerung des Gewichtes ein. Diese Befunde kann man wohl folgendermaßen erklären: *Potamon fluviatile* vermag im Leben dem Wassereinstrom Widerstand zu leisten. Nach dem Tode jedoch erfolgt eine ungehinderte osmotische Wasseraufnahme. In Übereinstimmung mit zahlreichen Autoren möchte ich nun annehmen, daß der osmotische Wassereinstrom bei den süßwasserlebenden Tieren durch die Haut stattfindet. Die aktive Resistenz bei *Potamon fluviatile* gegenüber der osmotischen Flüssigkeitsaufnahme

Tabelle 27. Gewichtsveränderung von *Potamon fluviatile* in Süßwasser, dessen Antennendrüsen verschlossen sind.

Zeit in Stunden								
0	3		6		21		45	
g	g	%	g	%	g	%	g	%
39,70	39,10	−1,72	38,80	−2,26	39,85	+0,38	39,68	−0,01
30,40	30,26	−0,46	30,20	−0,66	30,37	−0,01	30,25	−0,47
47,94	47,80	−0,29	47,68	−0,54	47,35	−1,24	47,38	−1,23
52,14	52,35	+0,41	52,52	+0,75	[tot 55,60	+6,61]		
Mittelwerte:		−0,52		−0,68		−0,29		−0,57

wird infolgedessen von der Körperoberfläche geleistet werden; die Haut funktioniert also osmoregulatorisch im Sinne einer Zufuhrregulierung.

Potamobius astacus zeigt in hypertonischen Medien bis zu $20^0/_{00}$ Salzgehalt ein ähnliches Verhalten. Die Gewichtskonstanz muß auch hier — wenigstens zu Anfang des Versuchs — ebenso wie bei *Potamon* durch aktive Resistenz der Haut hervorgerufen werden.

Weiterhin steigt aber bei *Potamobius* in schwach hypertonischen Salzlösungen ($S = 20^0/_{00}$) innerhalb kurzer Zeit die Molarkonzentration des Innenmediums derart, daß wieder eine Hypertonie der Körpersäfte gegenüber dem Außenmedium hergestellt wird. Wenn dies geschehen ist, werden die osmoregulatorischen Mechanismen wieder in gleicher Weise wie bei dem in Süßwasser befindlichen Flußkrebs arbeiten können, und eine Resistenz der Haut entgegen einem osmotischen Wasserentzug ist nicht mehr vonnöten. Fraglich ist nur noch, auf welchem Wege die geschilderte Erhöhung der Molarkonzentration des Blutes stattfindet; da sich das Gewicht der Krebse nicht verändert, kann sie nur durch eine Aufnahme von Salzen aus dem Außenmedium bewirkt werden. *Es ist denkbar, daß diese Salzaufnahme aktiv von seiten der Haut geleistet wird.*

Die Ergebnisse einiger Versuche (siehe S. 496) legten den Gedanken nahe, daß die starke Steigerung des Salzgehaltes im Innenmedium des Flußkrebses nach Überführung in Seewasser nicht nur durch osmotischen Wasserentzug zustande kommt, sondern auch durch ein gleichzeitig erfolgendes Eindringen von Salzen aus dem Außenmedium bewirkt wird. Im einzelnen konnte aber — zumal über den Ort der Salzaufnahme — keine Klarheit gewonnen werden. Vielleicht sind die folgenden Experimente geeignet, in dieser Hinsicht einigen Aufschluß zu geben. Es wurden Krebse teils in reines Seewasser ($S = 29^0/_{00}$, $\Delta = 1{,}57^0$ C) und zum anderen Teil in eine mit diesem Meerwasser isotonische Seewasser-Rohrzuckerlösung ($\Delta = 1{,}57^0$ C) überführt; dieses letztgenannte Medium war durch Auflösen von Rohrzucker in blutisotonischem Seewasser von $15^0/_{00}$ Salzgehalt ($\Delta = 0{,}80^0$ C) hergestellt worden.

Es zeigte sich nun, daß die Gewichtsabnahmen der Flußkrebse in der zuckerhaltigen Seesalzlösung bedeutend größer waren als die in reinem Meerwasser (siehe Tabelle 28). Eine Erklärung dieser Ergebnisse gibt

Tabelle 28. Gewichtsänderung von Flußkrebsen in einem zuckerhaltigen Medium ($\Delta = 1{,}57°$).

Zeit in Stunden										
0	2		5		12		27		43	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
63,30	62,94	−0,57	63,05	−0,40			62,65	−1,14	60,50	−4,41
60,70	59,80	−1,48	59,55	−1,90			57,35	−5,51	56,00	−7,68
58,12	57,68	−0,76	57,84	−0,48			57,60	−0,89	55,12	−5,15
59,65	58,54	−1,86	58,10	−2,60						
60,85					57,45	−5,60				
62,12					58,96	−5,09				
Mittelwerte:		−0,92		−1,35		−5,35		−2,51		−5,75

vielleicht folgende Überlegung: Die osmotische Differenz zwischen Innen- und Außenmedium ist in beiden Versuchslösungen gleich: in beiden Medien findet also ein osmotischer Wasserentzug statt. In der reinen Seesalzlösung diffundieren aber infolge der höheren Salzkonzentration der umgebenden Flüssigkeit durch die Körperoberfläche Salze nach innen. In dem zuckerhaltigen Seewasser geschieht jedoch nichts Derartiges, da hier der Salzgehalt innen und außen der gleiche ist. Der Überdruck im Außenmedium wird lediglich durch den Rohrzucker bewirkt, für dessen große Moleküle die Körperoberfläche nicht permeabel ist. Danach würde also die Haut des Flußkrebses nicht nur für Wasser, sondern auch für Salze (in der Richtung von außen nach innen) durchlässig sein. Einen Beweis für diese Annahme geben allerdings die mitgeteilten Versuche nicht; ich möchte aber darauf hinweisen, daß auf Grund ganz analoger Überlegungen und Experimente schon früher Bethe (1930) zu dem Schluß gekommen ist, die Körperoberfläche mariner Evertebraten sei im allgemeinen für Salze permeabel.

Andererseits besteht nun auch die Denkmöglichkeit, daß beim Flußkrebs in Seewasser eine Aufnahme von Salzen, sowie eine Abgabe von Wasser durch den Darm erfolgt. Ein Eindringen der Salze aus dem Außenmedium in das Darmlumen kann möglicherweise nicht nur durch den Mund, sondern auch durch den After geschehen, denn es ist verschiedentlich eine rhythmische Wasseraufnahme in den Enddarm bei *Potamobius* beobachtet worden (Darmatmung? siehe H. Kalmus 1930, S. 748). Es war deshalb wünschenswert, Krebse, deren Mund und After verschlossen waren, in Seewasser zu überführen und dann zu untersuchen. Ein sicherer Verschluß des Mundes ließ sich jedoch wegen des

komplizierten anatomischen Baues der ihn umgebenden Anhänge nicht bewerkstelligen. Es konnten daher nur Tiere mit verschlossenem After untersucht werden. Bei den ersten derartigen Versuchen wurde der Enddarm mit Klemmschrauben verschlossen, deren Backen mit Gummischlauch überzogen waren. Durch das Anziehen der Schrauben werden jedoch die gewölbten letzten Abdominalsegmente flachgedrückt und dabei verletzt. Um diesen Nachteil zu vermeiden, wurde bei anderen Flußkrebsen Siegellack oder Schusterpech als Verschlußmittel angewandt, die ich nach schwachem Erwärmen flüssig auftrug. Doch auch bei dieser Methode stößt man auf Schwierigkeiten, denn beide Substanzen springen sehr leicht ab, wenn sich das Tier durch Schläge mit dem Schwanzende rückwärts fortbewegt. Daher wurde drittens versucht,

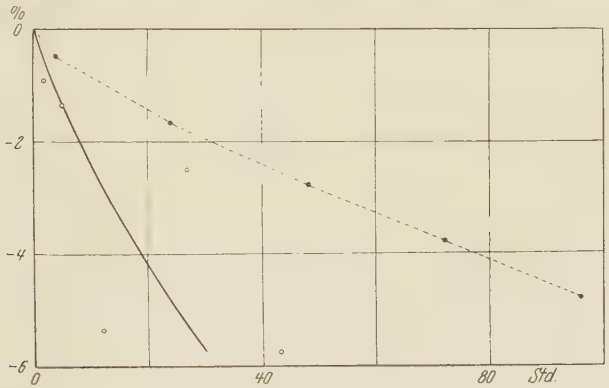

Abb. 8. Ausgezogene Linie: Gewichtsänderung von *Potamobius astacus* nach Überführung aus Süßwasser in eine Seesalz-Rohrzuckerlösung ($\Delta = 1{,}57°$ C), deren Salzgehalt dem des Blutes von *Potamobius astacus* entspricht. Gestrichelte Linie: die Gewichtsänderung von Flußkrebsen nach Überführung aus Süßwasser in ein mit der zuerst genannten Seesalz-Rohrzuckerlösung isotonisches Meerwasser (29‰ Salzgehalt, $\Delta = 1{,}57°$ C).

das Pech in Form kleiner Kugeln in den Darm zu schieben und dessen Lumen eine kurze Strecke weit damit vollständig auszufüllen. Zur Sicherheit wurde dann von außen der After mit einer dünnen Schicht überzogen. Vollständig undurchlässig scheint jedoch auch dieser Verschluß nicht immer zu sein, da die Resultate innerhalb der gleichen Versuchsreihe sehr verschieden voneinander sind. — In Süßwasser verhalten sich die Flußkrebse, deren After auf die geschilderte Weise verschlossen wurde, ebenso wie unbehandelte Tiere; sie waren bis zum Ende des Versuchs sehr frisch. Ihr Gewicht bleibt, wie die Tabelle 29 zeigt, konstant. Da zu diesen Experimenten nur Hungertiere verwandt wurden, deren Verdauungsorgane also leer waren, ist es sehr leicht erklärlich, daß diese Krebse an Gewicht weder zu- noch abnehmen.

Die Gewichtsbestimmungen an Krebsen, die nach Verschluß des Afters in Seewasser überführt worden waren, ergeben dagegen zum Teil ganz andere Resultate als die unbehandelter Tiere. Wir können aber

Tabelle 29. Gewichtsveränderung von Flußkrebse

Zeit in Stunden										
0	2		5		13		18		26	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
43,63	44,30	+1,53					45,08	+3,32		
44,68					45,98	+2,91	44,13	−1,23		
46,86					46,25	−1,28	45,85	−2,16		
77,72	77,70	0	77,10	−0,79			77,48	−0,31	77,00	−0,93
74,68	74,85	+0,23	74,53	−0,20			73,85	−1,19	74,50	−0,24
75,25	74,60	−0,86	74,95	−0,39			74,75	−0,66	74,52	−0,70
76,90	77,48	+0,75	77,16	+0,34			75,78	−1,46	76,28	−0,81
79,80	80,28	+0,60	80,90	+1,38			80,12	+0,40	79,95	+0,19
66,80										
55,98										
54,36										
53,47										
60,53										
Mittelwerte:		+0,38		+0,07		+0,82		−0,41		−0,50

innerhalb dieser Versuchsreihe zwei Gruppen von Flußkrebsen unterscheiden, die sich grundsätzlich verschieden verhalten; die einzelnen Zahlenwerte werden in den Tabellen 30 und 31 gebracht.

Ein Teil der Flußkrebse mit verschlossenem After (Tabelle 30) (Abb. 9) nehmen in Seewasser weder an Gewicht zu noch ab; bei den

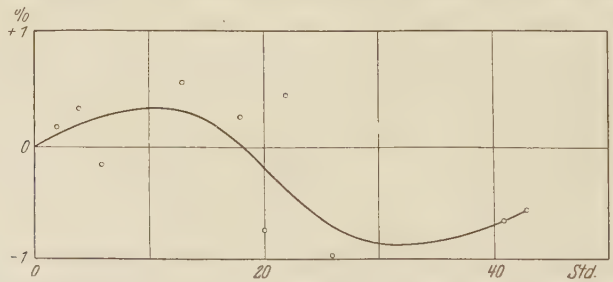

Abb. 9. Gewichtsänderung von *Potamobius astacus* mit Afterverschluß nach Überführung aus Süßwasser in reines Meerwasser von 29‰ Salzgehalt.

anderen Tieren dagegen erfolgt ein deutlicher Gewichtsverlust (Tabelle 31). Das verschiedenartige Verhalten bezüglich des Gewichts von *Potamobius* ist wohl größtenteils auf die mangelhafte Methode zurückzuführen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Verschluß des Afters in manchen Fällen nicht vollkommen dicht war. Ein großer Teil der Krebse zeigt auf jeden Fall ein Verhalten, das von dem der früher untersuchten Exemplare ohne Afterverschluß vollkommen abweicht. Die Gewichtskonstanz dieser Tiere ist eine sehr auffällige Erscheinung. Sollte nun etwa

Leitungswasser, deren After verschlossen ist.

						Zeit in Tagen					
37		42		51		4		6		13	
g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
3,25	−3,19										
6,15	−1,52										
		76,70	−1,32	77,45	−0,35			77,40	−0,41		
		71,27	−4,58	73,02	−2,23						
		74,55	−0,93	74,95	−0,39			75,02	−0,30		
		76,74	−0,21	76,72	−0,22						
		79,63	−0,21	79,45	−0,44			80,65	+1,06		
						66,49	−0,47			66,60	−0,30
						55,74	−0,43			56,20	+0,40
						54,74	+0,70			54,76	+0,71
						53,60	+0,24				
						61,53	+1,65			61,44	+1,50
	−2,36		−1,45		−0,72		−0,34		+0,12		+0,58

bei diesen Tieren die Veränderung der umgebenden Flüssigkeit keinerlei Wirkung gehabt haben? Das ist sicher nicht der Fall, denn die Erhöhung der Molarkonzentration der Körpersäfte war bei diesen Krebsen die gleiche wie bei den früher untersuchten Exemplaren ohne Afterverschluß. Es bleibt deshalb nur die einzige Folgerung möglich, daß die Krebse entsprechend dem osmotischen Wasserverlust Seewasser durch den Mund in ihren Darm aufgenommen haben. Für diese Überlegung sprechen auch die Resultate der Untersuchung des Magensaftes, die ich im folgenden schildern möchte. Man kann relativ einfach den normalerweise tiefbraun gefärbten Magensaft von *Potamobius* gewinnen; Jordan (1927, S. 82) gibt eine Methode an, die es ermöglicht, sich ihn ohne Verletzen des Tieres zu verschaffen. Gefrierpunktsbestimmungen ergaben, daß die Magenflüssigkeit der in Süßwasser befindlichen Krebse die gleiche Molarkonzentration besitzt wie das Blut ($\Delta = 0{,}80^0$ C); zu einer Analyse war der Mageninhalt zweier Exemplare ausreichend. Von Tieren, die 1,5 Tage in Meerwasser ($S = 29^0/_{00}$) gelebt hatten, war nur eine ganz geringe Menge Magenflüssigkeit (von 3 Tieren ungefähr 0,15 ccm) zu erhalten, nach zweitägigem Aufenthalt war in allen Fällen überhaupt kein Magensaft mehr vorhanden. Im Gegensatz hierzu besaßen nun die Flußkrebse, deren After verschlossen war und die 43 Stunden in Seewasser ($S = 29^0/_{00}$), ($\Delta = 1{,}57^0$ C) geweilt hatten, reichlich Magensaft, der jetzt aber nicht dunkelbraun, sondern wasserklar war! Für eine Gefrierpunktsbestimmung genügte der Mageninhalt von 3 Tieren; der Gefrierpunkt lag bei — 1,39° C, während das Blut der gleichen Krebse

Tabelle 30. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen

Zeit												
0	2		4		6		13		18		20	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
50,44							50,72	+0,55	50,65	+0,42		
42,10			41,70	−0,94	42,12	+0,05						
20,31			20,15	−0,79	19,95	−1,88						
31,50			31,30	−0,63	31,33	−0,54						
38,40			38,55	+0,38	38,34	−0,02						
78,32	78,32	0			78,05	−0,35			77,95	−0,47		
76,95	77,28	+0,43			77,91	+1,25			76,70	−0,33		
82,05	80,80	−2,74			81,90	−0,18			81,10	−1,16		
78,15	78,20	+0,06			78,53	+0,49			78,10	−0,06		
48,40	48,35	−0,01									48,10	−0,6
42,55	42,00	−1,29	42,70	+0,35								
39,20	39,85	+1,66	40,02	+2,10								
39,17	39,93	+1,89	38,80	−0,94								
67,80			67,70	−0,15	67,40	−0,59			67,38	−0,62		
42,60					42,35	−0,59					42,25	−0,8
52,15			52,23	−0,16					51,85	−0,57		
51,20			51,95	+1,46					52,80	+3,13		
48,40			49,12	+1,49					48,40	0		
48,72			49,50	+1,60					48,92	+0,41		
48,05			48,38	+0,68					48,47	+0,87		
46,05			46,45	+0,86					46,71	+1,44		
37,35					37,35	0			37,70	+0,94		
61,05					60,65	−0,65			60,65	−0,65		
51,35					51,90	+1,07			51,08	−0,54		
94,98	95,80	+0,86										
86,66	86,90	+0,28	86,00	−0,76								
47,90	48,30	+0,86	47,75	−0,31					48,52	+1,30		
Mittelwerte:		+0,18		+0,33		−0,15		+0,55		+0,26		−0,7

schon bei — 1,22° C erstarrte. Hierdurch ist eindeutig bewiesen, daß *Potamobius* bei Aufenthalt in Meerwasser durch den Mund Flüssigkeit in den Magen aufnimmt und durch den Enddarm Wasser nach außen abgibt. Ob dieses in den Magen eingedrungene Seewasser ebenfalls eine Rolle bei der Veränderung der Blutkonzentration spielt, kann nach diesen Versuchen nicht beurteilt werden: es besteht aber durchaus die Möglichkeit, daß auch auf diesem Wege Salze aus dem Außenmedium in die Blutflüssigkeit gelangen [1].

Im übrigen sind hier weitere Untersuchungen notwendig.

[1] Bei Krebsen, die in einer zuckerhaltigen Seewasserlösung lebten, ließ sich im Magensaft (nicht im Blut!) Zucker nachweisen. Auch diese Beobachtung

Meerwasser ($S = 29^0/_{00}$), deren After verschlossen ist.

tunden	22		26		37		41		43		65	
	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
					49,90	−1,07			50,20	−0,48		
	20,20	−0,54										
	32,10	+1,91										
	38,35	−0,01										
			77,85	−0,60					77,65	−0,85		
			76,95	0					76,13	−1,07		
			80,61	−1,75					81,75	−0,37		
			77,35	−1,02					78,45	+0,38		
							47,90	−1,39				
							67,20	−0,88				
									42,12	−0,98	41,60	−2,34
							51,65	+0,58				
									47,10	−1,67		
		+0,45		−0,95		−1,07		−0,66		−0,56		−2,34

E. Zusammenfassung.

Potamobius astacus ist in hypo-, iso- und hypertonischem Seewasser bis zu $20^0/_{00}$ Salzgehalt lebensfähig (Versuchsdauer: 5 Wochen); in höher konzentrierten Außenmedien stirbt er innerhalb weniger Tage, z. B. in reinem Meerwasser ($S = 29^0/_{00}$) nach ungefähr 72 Stunden.

Der Gesamtwassergehalt des Flußkrebses beträgt bei etwa 45 g schweren Exemplaren durchschnittlich 74,4% des Lebendgewichtes:

macht ein „Trinken" der in Seewasser befindlichen Tiere wahrscheinlich. Das gleiche stellte übrigens auch Overton (1904) bei Fröschen fest, die in KCl-Lösungen gehalten wurden.

Tabelle 31. Gewichtsveränderung von Flußkrebsen in

Zeit in

0	2		4		6		13		18	
g	g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
32,25							31,95	−0,96	30,26	−6,30
77,00	78,10	+1,42			76,70	−0,34			75,77	−1,60
38,36	37,00	+1,72								
41,28	41,20	−0,19								
38,65	38,15	−1,29								
46,73	47,35	+1,33	46,50	−0,49						
53,55			52,75	−1,47	51,90	−3,09			51,98	−2,94
49,95			49,45	−1,00	49,10	−1,70			48,48	−2,95
56,90			56,00	−1,59	55,75	−2,03			56,03	−1,53
49,11			48,75	−0,73	48,05	−2,15			47,87	−2,52
58,81			58,35	−0,78	58,15	−1,14			57,85	−1,64
53,27			53,05	−0,41	52,40	−1,63			52,50	−1,44
62,62			62,51	−0,18	61,25	−2,19			61,60	−1,63
55,06			54,10	−1,72	54,15	−1,64			53,50	−2,81
48,61			48,90	+0,60	48,80	+0,39			47,55	−2,18
54,95					52,78	−3,95				
51,30					50,80	−0,97				
54,80					53,75	−1,92				
48,58					48,17	−0,84				
78,25					78,63	+0,51				
59,15					59,00	−0,25				
50,46					50,09	−0,69				
51,95					51,27	−1,32				
89,90	90,05	+0,28	89,80	0					88,70	−1,23
50,20	50,90	+1,39	50,00	−0,40					49,20	−1,95
55,48	55,53	+0,02	55,67	+0,34					53,05	−4,36
Mittel-werte:		+0,59		−0,60		−1,39		−0,96		−2,51

die Blutmenge, die durch einfaches Ausblutenlassen gewonnen wurde, schwankt bei nahezu gleichgroßen Tieren zwischen 2,6 ccm und 3,8 ccm.

Der Gesamtwassergehalt bleibt nach Überführung der Krebse aus Süßwasser in hypo-, iso- und hypertonische Medien von einem Salzgehalt bis zu 20‰ konstant. In Seesalzlösungen von noch höherer Konzentration (in Seewasser von 29‰ Salzgehalt) tritt dagegen ein starker Wasserverlust ein; von Flußkrebsen, die 3 Tage in diesem Meerwasser gelebt haben, sind nur noch wenige Tropfen Blut zu erhalten.

Die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes von *Potamobius astacus* in Süßwasser beträgt durchschnittlich 0,80° C. Nach Überführung der Flußkrebse in hypotonisches Seewasser steigt die Molarkonzentration

Meerwasser ($S = 29^0/_{00}$), deren After verschlossen ist.

Stunden									
20		26		41		43		65	
g	%	g	%	g	%	g	%	g	%
		75,20	−2,34			75,76	−1,60	75,76	−1,60
38,30	−0,16			36,50	−4,60				
40,35	−2,20								
37,63	−2,64			37,85	−2,07				
				45,40	−2,63				
				47,55	−3,17				
				56,25	−4,36				
				51,35	−3,59				
				60,40	−3,59				
				52,25	−5,10				
53,45	−2,74								
50,60	−1,36								
53,17	−2,98								
47,60	−2,03					46,95	−3,35		
76,10	−2,69					73,80	−5,68		
57,25	−3,20								
49,60	−1,71					49,00	−2,89	48,90	−3,09
51,35	−1,16					50,30	−3,20		
						88,50	−1,45		
						48,50	−3,38		
						53,50	−3,64		
	−2,09		−2,34		−3,64		−3,15		−2,35

des Innenmediums; das gleiche geschieht in iso- und hypertonischen Lösungen bei einem bis zu $20^0/_{00}$ betragenden Salzgehalt; in allen Fällen besteht nach vollständiger Anpassung (nach 32 Tagen) eine Hypertonie der Körpersäfte gegenüber dem Außenmedium, die sehr wahrscheinlich durch eine aktive Salzaufnahme aus der umgebenden Seesalzlösung herbeigeführt wird. Das Blut von Krebsen, die 3 Tage in reinem Meerwasser ($29^0/_{00}$ Salzgehalt, $\Delta = 1{,}57^0$ C) gelebt haben, zeigt einen Gefrierpunkt von $-1{,}26^0$ C.

Die von den Antennendrüsen (Exkretionsorganen) eines Flußkrebses innerhalb von 24 Stunden ausgeschiedene Harnmenge beträgt durchschnittlich etwa 4% des Lebendgewichtes (z. B. bei einem 61,5 g schweren Krebs 2,3 ccm).

Krebse in Süßwasser, bei denen eine Abgabe des Harnes nach außen durch Verschluß der Antennendrüsen verhindert wird, sterben ungefähr nach 2 Tagen. Der Gefrierpunkt des Blutes wird durch die Plombierung nicht sehr beeinflußt, er beträgt nach 40stündigem Verschluß etwa —0,76° C. Es wurde beobachtet, daß *Potamobius* auch nach dem Verschluß der Antennendrüsen große Mengen Wasser von außen aufnehmen kann (z. B. in einem Fall nach Amputation der Scheren ungefähr 14 ccm), ohne daß sich die Molarkonzentration des Blutes ändert. Daraus ist zu folgern, daß der Flußkrebs eine leistungsfähige Innenregulierung seines Wasserhaushaltes besitzt.

In einem hypotonischen Seewasser von 8‰ Salzgehalt ist die Harnproduktion nur halb so groß wie in Süßwasser. In iso- und hypertonischen Seesalzlösungen von einem Salzgehalt bis zu 20‰ wird kein Harn, oder doch nur in äußerst geringen Mengen, abgeschieden.

Nach Überführung der Flußkrebse aus Süßwasser in Meerwasser (29‰ Salzgehalt) wird trotz der Hypertonie des Außenmediums während der ersten Stunden noch Exkretionsflüssigkeit abgesondert; die für die Harnproduktion notwendige Wassermenge kann also nicht nur passiv osmotisch, sondern auch aktiv entgegen einer bestehenden osmotischen Druckdifferenz aufgenommen werden.

Der Gefrierpunkt des Harnes von *Potamobius astacus* in Süßwasser beträgt — 0,16° C, der von *Potamobius leptodactylus* unter den gleichen Bedingungen — 0,28° C.

In allen Seesalzlösungen steigt die Molarkonzentration des Harnes, sie ist aber immer niedriger als die des Blutes und des Außenmediums.

Die Antennendrüsen des Flußkrebses besitzen also osmoregulatorische Funktion im Sinne einer Ausfuhrregulierung.

Die Tatsache, daß bei *Potamobius* nach Überführung aus Süßwasser in hypertonisches Seewasser von 20‰ Salzgehalt kein osmotischer Wasserentzug stattfindet, läßt auf eine aktive osmotische Resistenz der Haut in diesem Falle schließen.

Es werden endlich Versuche mitgeteilt, die darauf hinweisen, daß die in Seewasser stattfindende Salzaufnahme durch die Haut erfolgen kann; außerdem läßt sich jedoch auch zeigen, daß der Flußkrebs in Meerwasser Flüssigkeit aus dem umgebenden Medium in den Darm aufnimmt, daß also auf diesem Wege Salze ebenfalls aus der Seesalzlösung in die Blutflüssigkeit gelangen können.

F. Literaturverzeichnis.

Adolph, E. F.: The passage of water through the skin of the frog, and the relation between diffusion and permeability. Amer. J. Physiol. **73**, 85—105 (1925). — The skin and the kidneys as regulators of the water content of frogs. Ebenda **76**, 214—215 (1926). — The metabolism of water in *Amoeba* as measured in the

contractile vacuole. J. of exper. Zool. **44**, 355—381 (1926). — The skin and the kidneys as regulators of the body volume of frogs. Ebenda **47**, 1—30 (1927). — The regulation of volume and concentration in the body fluids of earthworms. Ebenda **47**, 31—62 (1927). — The process of adaptation to salt solutions in frogs. Ebenda **49**, 321—331 (1927). — **Bert, M. P.:** Sur les phenomènes et les causes de la mort des animaux d'eau douce que l'on plonge dans l'eau de mer. C. r. Acad. Sci. Paris **73**, 382—385, 464—467 (1871). — C. r. Soc. Biol. Paris **23**, 59—61 (1871); **29**, 100 (1877). — Sur la cause de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer et réciproquement. C. r. Acad. Sci. Paris **97**, 133—136 (1883). — Animaux d'eau douce dans l'eau de mer. C. r. Soc. Biol. Paris **37**, 525 bis 527 (1885). — **Bethe, A.:** Ionendurchlässigkeit der Körperoberfläche von wirbellosen Tieren des Meeres als Ursache der Giftigkeit von Seewasser abnormer Zusammensetzung. Pflügers Arch. **221**, 344—362 (1928). — The permeability of the surface of marine animals. J. gen. Physiol. **13**, Nr 4, 437—444 (1930). — **v. Buddenbrook, W.:** Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin 1924 bis 1928. — **Burian, R.** u. **Drucker, K.:** Gefrierpunktsmessungen an kleinen Flüssigkeitsmengen. Zbl. Physiol. **23**, 772—777 (1910). — **Dernoscheck, A.:** Studien über die Giftigkeit von Seewasser für Süßwassertiere, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen. Arch. physiol. **143**, 303—369 (1912). — **Duval, M.:** Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Modifications sous l'influence du milieu extérieur. Ann. Inst. Océanogr. Monaco **2**, 237—397 (1925). — **Fortner, F.:** Über die Gesetzmäßigkeit der Wirkungen des osmotischen Drucks physiologisch indifferenter Lösungen auf einzellige tierische Organismen. Biol. Zbl. **45**, H. 7, 417—446 (1925). — **Frédéricq, L.:** La physiologie de la branchie et la pression osmotique du sang de l'écrevisse. Bull. Acad. roy. Belg., sér. 3, **35**, 831—833 (1898). — Sur la concentration moléculaire du sang et des tissues des animaux aquatiques. Archives de Biol. **20**, 709—730 (1904). — **v. Fürth, O.:** Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903. — **Garrey, W. E.:** The osmotic pressure of sea water and of the blood of marine animals. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 8, 257—270 (1904/1905). — **Gellhorn, E.:** Das Permeabilitätsproblem. Berlin 1929. — **Gresens, J.:** Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **12**, 706—796 (1928). — **Grobben, C.:** Die Antennendrüsen der Crustaceen. Arb. zool. Inst. Wien **3**, 93—110 (1881). — **Gueylard, F.:** Variations de poids de l'épinoche passant de l'eau douce dans des solutions de chlorure de sodium à différentes concentrations. C. r. Soc. Biol. Paris **87**, 969—970 (1922). — **Herfs, A.:** Die pulsierende Vakuole der Protozoen, ein Schutzorgan gegen Aussüßung. Studien über Anpassung der Organismen an das Leben im Süßwasser. Arch. Protistenkde **44**, 227—260 (1922). — **Höber, R.:** Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1926 — **Jordan, H. J.:** Übungen aus der vergleichenden Physiologie. Berlin 1927. — **Kalmus, H.:** Untersuchungen über die Atmung des Flußkrebses *Potamobius astacus* Leach. Z. vergl. Physiol. **12**, 725—759 (1930). — **Knudsen, M.:** Hydrographische Tabellen. Hamburg: L. Friedrichsen & Co. 1901. — **Marchal, F.:** Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des crustacés décapodes. Archives de Zool. **10**, 57—275 (1892). — **Medwedewa, N. B.:** Über den osmotischen Druck der Hämolymphe von *Artemia salina*. Z. vergl. Physiol. **5**, 547—554 (1927). — **Ostwald, W.:** Versuche über die Giftigkeit des Seewassers für Süßwassertiere (*Gammarus pulex*). Arch. f. Physiol. **106**, 568—598 (1905). — Über die Beziehungen zwischen Adsorption und Giftigkeit von Salzlösungen für Süßwassertiere (*Gammarus pulex*). Ebenda **120**, 19—30 (1907). — **Overton, E.:** Neununddreißig Thesen über die Wasserökonomie der Amphibien und die osmotischen Eigen-

schaften der Amphibienhaut. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg **36**, 277—295 (1904). — **Parnas, J. K.:** Allgemeines und Vergleichendes des Wasserhaushaltes. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie **17**, 137—160 (1926). — **Przylecki, S. J.:** L'échange de l'eau et des sels chez les amphibiens. Arch. internat. Physiol. **19**, 148—159 (1922). — L'absorption cutanée chez les amphibiens. I. Ebenda **20**, 144—161 (1922). — L'absorption cutanée chez les amphibiens. II. Ebenda **23**, 97—120 (1924). — **Rogenhofer, A.:** Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden und des Größenverhältnisses der Antennen- und Kieferdrüse bei Meeres- und Süßwassercrustaceen. Arch. zool. Inst. Wien **17**, 139—157 (1909). — **Schade, H.:** Wasserstoffwechsel. Im Handbuch der Biochem. des Menschen und der Tiere.[1] Herausgeg. von Oppenheimer, **8**, 149—182, 1925. Jena. — **Schlieper, C.:** Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vergl. Physiol. **9**, 478—513 (1929). — Neue Versuche über die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Sitzgsber. Ges. Naturwiss. Marburg **64**, 143—156 (1929). — Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **5**, 309—356 (1930). — **Schlieper, C.** u. **Herrmann, F.:** Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen dekapoder Crustaceen. Zool. Jb. **52**, 624—630 (1930). — **Schmankewitsch, W.:** Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Z. Zool. **29**, 429—494 (1877). — **Vejdovsky, F.:** Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüsen der Crustaceen. Ebenda **69**, 378—397 (1901). — **Westblad, E.:** Zur Physiologie der Turbellarien. Lunds Univ. Arsskr., N. F. **18**, 1—212 (1922). — **Wulff:** Gefrierpunkt, Dichte und osmotischer Druck des Seewassers. Oppenheimer, Tabulae biologicae **4**, 547 (1927). — **Zuelzer, M.:** Der Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole. Arch. Entw.mechan. **29**, 632—641 (1910).

Lebenslauf.

Ich, Franziska Herrmann, wurde am 27. Februar 1907 als Tochter des Privatiers Adam Herrmann und seiner Ehefrau Maria, geb. Bunsmann in Bochum (Westf.) geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin römisch-katholischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1913 bis Ostern 1915 besuchte ich die Volksschule meines Geburtsortes, von Ostern 1915 bis Ostern 1920 das Hildegardis-Lyzeum in Bochum und trat alsdann in die Untertertia der realgymnasialen Studienanstalt ein. Von Ostern 1923 bis Ostern 1924 besuchte ich das Realgymnasium in Vegesack (bei Bremen). Von Ostern 1924 an besuchte ich wieder die realgymnasiale Studienanstalt zu Bochum. Diese Anstalt verließ ich Ostern 1926 mit dem Zeugnis der Reife.

Im Sommersemester 1926 studierte ich an der Universität Freiburg Naturwissenschaften, vom Wintersemester 1926/27 bis zum Sommersemester 1927 einschließlich in Marburg. Im Wintersemester 1927/28 besuchte ich die Universität und Technische Hochschule München und setzte im Sommersemester 1928 meine Studien in Göttingen fort. Vom Wintersemester 1928/29 bis zum Wintersemester 1930/31 einschließlich studierte ich an der Universität Marburg Biologie, Chemie, Physik.

Der Beginn der vorliegenden Arbeit fiel in das Sommersemester 1929.

Das Rigorosum bestand ich am 25. Februar 1931.

Meine akademischen Lehrer waren:

in Freiburg die Herren Professoren: Loewy, Mie, Oltmanns, Spemann, Staudinger; in Marburg die Herren Professoren und Privatdozenten: Alverdes, v. Auwers, Claussen, Grüneisen, Hensel, Jaeck, Jaensch, Korschelt, Mattes, Neumann, Nordhausen, Schenk, Schlieper, Schulze, Senftleben, Strecker, Thiel und Weigel; in München die Herren Professoren: v. Frisch, Seiler, Tietze, Troll, Fischer, Manchot, Reindel; in Göttingen die Herren Professoren: Coehn, Franck, Goldschmidt, Jander, Kühn und Tammann.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig